О.А. КАПИТОНОВА, Г.Р. ПЛАТУНОВА,
В.И. КАПИТОНОВ

РОГОЗЫ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»

О.А. Капитонова
Г.Р. Платунова
В.И. Капитонов

РОГОЗЫ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Монография

Ижевск
2012

УДК 582.522.1 (470)
ББК 28.592.71 (2Р3)
К 202

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом УдГУ

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. В.Г. Папченков
д-р биол. наук В.В. Соловьева
канд. биол. наук А.Н. Пузырев

К 202 Капитонова О.А., Платунова Г.Р., Капитонов В.И. **Рогозы Вятско-Камского края:** Монография. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. – 190 с.

ISBN 978-5-4312-0104-2

В монографии обобщены материалы по роду Рогоз (*Typha* L.) Вятско-Камского края. Приводится история развития системы семейства Рогозовые, обсуждаются вопросы эволюции этой группы растений, значение гибридизационных процессов в эволюции рода, роль рогозов в природе и значение их в жизни человека. Представлен систематический состав рода, включающий 10 видов, встречающихся на территории ВКК, для каждого вида приводится биологическая, морфологическая, экологическая, фитоценотическая, хорологическая и экотопическая характеристика, принадлежность к определенному типу эколого-фитоценотической стратегии, обозначены диагностические признаки. Рассмотрены вопросы адаптации рогозов к антропогенно трансформированным и искусственным местообитаниям, возможность их использования в биоиндикационных исследованиях. Составлен диагностический ключ для определения видов рогозов, встречающихся в пределах ВКК.

Книга предназначена для научных работников, специализирующихся в области ботаники, гидробиологии и экологии, преподавателей вузов, студентов и аспирантов.

УДК 582.522.1 (470)
ББК 28.592.71 (2Р3)

ISBN 978-5-4312-0104-2

© О.А. Капитонова, 2012
© Г.Р. Платунова, 2012
© В.И. Капитонов, 2012
© ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет», 2012

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……………………………………………………………… 5
ГЛАВА 1. РОД *TYPHA* L. В СИСТЕМЕ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ …… 8
1.1. Обзор системы и краткая история изучения рода *Typha* L. … 8
1.2. Эколого-биоморфологическая характеристика рогозов …… 11
1.3. Филогения и история расселения рогозов …………………… 16
1.4. Гибридизация в роде *Typha* ……………………………………. 21
1.5. Хозяйственное значение представителей сем. *Typhaceae* …… 24
1.5.1. Техническое значение……………………………… 24
1.5.2. Лекарственное значение……………………………….. 25
1.5.3. Пищевое и кормовое значение………………………… 26
1.5.4. Использование в биологической очистке воды …….. 27
1.5.5. Декоративное значение………………………………… 30
ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ ………………………………………………………………… 31
2.1. Географическое положение ……………………………………. 31
2.2. Рельеф ………………………………………………………….. 31
2.3. Климат ………………………………………………………… 34
2.4. Почвы ………………………………………………………… 35
2.5. Гидрография ………………………………………………….. 37
2.6. Растительный покров ………………………………………… 40
ГЛАВА 3. МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ………… 46
3.1. Методы полевых и лабораторных исследований ………….... 46
3.1.1. Методы геоботанических исследований ……………….. 46
3.1.2. Метод учёта биомассы ………………………………… 47
3.1.3. Метод учёта ассимиляционной поверхности ………….. 47
3.1.4. Метод отбора проб пыльцы и определение ее фертильности ……………………………………………………………….. 48
3.2. Камеральная обработка материала ………………………… 49
3.3. Методы статистического анализа …………………………. 50
3.4. Материалы и объём …………………………………………….. 52
ГЛАВА 4. РОД *TYPHA* L. В ВЯТСКО-КАМСКОМ КРАЕ ………… 55
4.1. Систематическая структура рода *Typha* L. для территории ВКК ………………………………………………………………… 55
4.2. Эколого-биоморфологическая характеристика рогозов ВКК ……. 62
4.2.1. Секция *Typha* ………………………………………… 62
4.2.1.1. *T. latifolia* L. ……………………………………….. 62
4.2.1.2. *T. intermedia* Schur …………………………….. 65
4.2.1.3. *T. shuttleworthii* Koch et Sonder ………………… 67

4.2.1.4. *T. incana* Kapitonova et Dyukina 69
4.2.1.5. *Typha elata* Boreau 70
4.2.2. Секция *Bracteolatae* Graebner 71
4.2.2.1. *T. angustifolia* L. 72
4.2.2.2. *T. elatior* Boenn. 74
4.2.3. Секция *Engleria* (Leonova) N. Tzvel. 74
4.2.3.1. *T. laxmannii* Lepechin 74
4.2.4. Нотосекция *Typhaolatae* E. Mavrodijev et Yu. Alekseev ... 76
4.2.4.1. *T. × glauca* Godron 76
4.2.5. Нотосекция *Typheria* E. Mavrodijev 78
4.2.5.1. *T. × smirnovii* E. Mavrodijev 78
4.3. Хорологическая и экотопическая характеристика видов рода *Typha* на территории ВКК 80
4.3.1. *Typha intermedia* 80
4.3.2. *Typha shuttleworthii* 82
4.3.3. *Typha incana* 82
4.3.4. *Typha elata* 84
4.3.5. *Typha elatior* 85
4.3.6. *Typha laxmannii* 86
4.3.7. *Typha × glauca* 87
4.3.8. *Typha × smirnovii* 88
4.3.9. *Typha angustifolia* 90
4.3.10. *Typha latifolia* 91
4.4. Адаптациогенез рогозов к антропогенным местообитаниям ... 92
4.5. Фитоценотическая характеристика рогозов ВКК 93
4.6. Изменчивость структурно-функциональных показателей рогозов 103
4.6.1. Морфометрические параметры 103
4.6.2. Биомасса 115
4.6.3. Ассимиляционная поверхность 119
4.7. Биоиндикационные возможности 121
ГЛАВА 5. КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОВ РОДА TYPHA, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИИ ВКК 124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 132
ПРИЛОЖЕНИЕ 1 159
ПРИЛОЖЕНИЕ 2 168
ПРИЛОЖЕНИЕ 3 177

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода рогоз (*Typha* L.) являются типичными компонентами как палео-, так и современных аквальных растительных сообществ. В биоморфологическом отношении по степени адаптации к водной среде рогозы относятся к полупогруженным формам и представляют непосредственный результат «давления жизни» (Кузьмичев, 1992), обусловившей их экологическую и географическую экспансию. Обладая большим запасом преадаптационных возможностей, рогозы поселяются как на естественных, так и на искусственных и трансформированных экотопах. Виды этого рода выполняют важные вещественно-энергетические функции в сообществах водных экосистем. Представляет определенный интерес использование рогозов в комплексном биологическом мониторинге с целью оценки экологического состояния обводнённых и переувлажнённых экосистем и изучения структурно-функциональных характеристик ценопопуляций в зависимости от влияния факторов различной природы, включая антропогенные.

Исключительная значимость рогозов и их сообществ в природе и хозяйстве человека делает их объектами повышенного внимания в различных аспектах антропогенной деятельности, определяя практическую и теоретическую значимость работ по изучению этой группы растений. Однако на территории Вятско-Камского края (ВКК) рогозы никогда специально не изучались, оставаясь объектами общефлористических исследований, проводимых на этой территории. Нами впервые предпринята попытка многостороннего изучения представителей рода *Typha*, а также их сообществ, встречающихся в рассматриваемом регионе. Цель нашей работы заключалась в изучении структурно-функциональных и эколого-ценотических характеристик рода *Typha* L. на территории ВКК. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

– выявление видового разнообразия рода *Typha* на территории ВКК;

– изучение распространения и экотопической приуроченности рогозов в пределах рассматриваемого региона;

– анализ особенности морфологического строения рогозов, произрастающих на территории ВКК, а также в зависимости от условий произрастания, в том числе на антропогенно трансформированных и искусственных местообитаниях;

– выяснение синтаксономической структуры фитоценозов, образованных рогозами, приуроченность рогозовых сообществ к определенным типам грунтов, глубинам, степени антропогенной нарушенности местообитаний;

– изучение продукционных процессов в популяциях рогозов и определение надземной биомассы рогозов в зависимости от влияния абиотических факторов;

– выявление биологических маркеров структурно-функционального состояния рогозов, способных надежно индицировать качество окружающей среды.

Авторы считают приятным долгом поблагодарить всех, кто так или иначе был сопричастен к нашему труду, кто своими консультациями, наставлениями, обсуждением отдельных моментов помог оформить целостное представление об одном из наиболее ярких представителей растительного мира водоемов и водотоков края. Авторы выражают благодарность к.б.н., доценту кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского госуниверситета (УдГУ) Пузырёву Александру Николаевичу за предоставленные данные о распространении рогоза Лаксмана на территории Удмуртии, ведущему инженеру по охране окружающей среды ООО «Комплексная тематическая экспедиция» Смехову Анатолию Васильевичу за оформление картосхем распространения рогозов на территории ВКК, д.б.н., профессору, профессору кафедры инженерной защиты окружающей среды УдГУ Бухариной Ирине Леонидовне и к.б.н., доценту, доценту кафедры экологии животных УдГУ Ермолаеву Ивану Владимировичу за ценные советы по изучению продукционных характеристик рогозов. Авторы признательны коллегам-ботаникам за предоставленную возможность изучения рогозов, хранящихся в региональных гербариях: д.б.н. Кравченко Алексею Васильевичу (Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск), д.б.н., профессору Голубу Валентину Борисовичу (Институт экологии волжского бассейна РАН, г. Тольятти) и Чхобадзе Андрею Борисовичу (Вологодский государственный педагогический университет, г. Вологда).

Авторы выражают искреннюю признательность и благодарность к.б.н. Мавродиеву Евгению Владимировичу (Department of Botany, University of Florida, USA) за неустанную помощь, консультации, моральную поддержку на всех этапах выполнения наших исследований, Changkyun Kim (Department of Biological Science, Ajou University, Republic of Korea) за предоставленные публикации по рогозам и полезное обсуждение некоторых материалов, д.б.н., профессору кафедры ботаники и генетики Курганского государственного университета Науменко Николаю Ивановичу и д.б.н., профессору кафедры ботаники Поволжской государственной социально-гуманитарной академии Соловьевой Вере Валентиновне за критические замечания к тексту и представлению материалов исследований.

За ценные советы по выполнению исследований на полевом и камеральном этапах, предоставленную возможность работы в гербарных фондах, предоставление некоторых источников литературы, помощь в идентификации растений особую признательность авторы выражают сотрудникам лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН: заведующему лабораторией, д.б.н., профессору Папченкову Владимиру Гавриловичу, главному научному сотруднику, д.б.н. Кузьмичёву Анатолию Ивановичу (†), ведущим научным сотрудникам, д.б.н. Красновой Алле Николаевне, к.б.н. Лапирову Александру Григорьевичу, к.б.н. Боброву Александру Андреевичу, к.б.н. Чемерис Елене Валентиновне, научным сотрудникам, к.б.н. Лисицыной Людмиле Ивановне, к.б.н. Гарину Эдуарду Витальевичу.

Сбор материалов, их анализ, обработка и обсуждение полученных данных проводились на базе кафедры общей экологии УдГУ, в чем неоценимую помощь оказывали преподаватели и сотрудники этого небольшого, но дружного коллектива, а также студенты-экологи, специализирующиеся на этой кафедре. Всем им авторы также выражают глубокую благодарность.

ГЛАВА 1. РОД *TYPHA* L. В СИСТЕМЕ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

1.1. Обзор системы и краткая история изучения рода *Typha* L.

Растения, относимые к роду рогоз (*Typha* L.), известны с глубокой древности. Их приводит в своей работе Теофраст (1951), который, так же как и Диоскорид, для обозначения рогозов использует название «Τύφη» (Kronfeld, 1889; Graebner, 1900). Описание рода и двух входящих в него видов (*T. latifolia*, *T. angustifolia*) принадлежит К. Линнею (1753).

Первая попытка систематизации рогозов была предпринята, по-видимому, A. Schnizlein, который в 1845 г. впервые объединил 5 видов рода в 2 группы: Species ebracteatae – бесприцветничковые виды и Species bracteatae – с прицветничком, при этом таксономический ранг выделенных групп указан не был (цит. по: А.Н. Краснова, 1999). Используя систему Шницлайна, M. Kronfeld в своей монографической работе, посвященной рогозам (Kronfeld, 1889), разделил род на две трибы, в каждой из которых выделил по две подтрибы, привел описания 10 видов, в том числе одного гибридогенного (*T. glauca* Godr.), 8 подвидов и 7 форм, указал разновидности и вымершие виды (*T. latissima, T. Ungeri, T. Kerneri*), перечислил синонимы, установил генетические связи. В несколько измененном виде предложенная им схема рода выглядит следующим образом:

Typha.

I. Tribus: *Bracteolatae.*

Subtribus A. Rohrbachia (*T. Martinii*, *T. minima*).

Subtribus B. Schnizleinia (*T. angustifola*, *T. dominginensis*, *T. angustata*, *T. elephantina*).

II. Tribus: *Ebracteolatae.*

Subtribus C. Schuria (*T. Shuttleworthii*, *T. latifolia*).

Subtribus D. Engleria (*T. glauca*, *T. Laxmanni*).

Спустя 11 лет после выхода в свет монографии М. Кронфельда, в 1900 г. выходит сводка P. Graebner, где для Европы приводится 2 секции: Ebracteolatae с 3 видами (*T. latifolia* L.*, T. shuttleworthii* Koch et Sond*, T. laxmannii* Lepechin) и Bracteolatae с 6 видами (*T. elephantina* Roxb.*, T. angustifolia* L.*, T. angustata* Bory et Chaubard,*, T. domingensis* Pers.*, T. minima* Funk*, T. gracilis* Jord.), указываются также и гибриды.

Для *T. latifolia* Гребнер выделяет 2 подвида: subsp. *T. eu-latifolia* Graebner с четырьмя разновидностями (var. ambigua Sond., var. remotiuscula Simonkai, var. elatior Graebner, var. bethulona Kronfeld) и subsp. *T. capensis* Rohrb. В составе *T. shuttleworthii* им выделен, вслед за М. Кронфельдом, подвид *T. orientalis* Presl, а в составе *T. laxmannii* – две разновидности: var. mongolica Kronfeld и var. planifolia Kronfeld. В качестве подвидов *T. angustifolia* Гребнер приводит *T. eu-angustifolia* Graebner, *T. javanica* Schnizl., *T. Muelleri* Rohrb., *T. australis* Schumach., две разновидности указывает для *T. angustata* (var. leptocarpa Rohrb. и var. abyssinica Graebner), и по одной – для *T. elephantina* (var. Schimperi Graebner), *T. minima* (var. Regelii Kronfeld) и *T. gracilis* (var. Davidiana Kronfeld). В качестве гибридов Гребнер приводит *T. argoviensis* Haussknecht (*T. latifolia* × *T. shuttleworthii*), *T. glauca* Godr. (*T. latifolia* × *T. angustifolia*), *T. bavarica* (*T. shuttleworthii* × *T. angustifolia*). В своей работе Гребнер указывает и вымершие виды рогозов: *T. Ungeri* Stur, *T. gigantea* Unger и *T. latissima* A. Br. В таком виде система Гребнера была использована J.-B. Geze (1912) в его «Этюдах...». Ее использовал также Б.А. Федченко (1934) при обработке рогозов во «Флоре СССР», где для территории СССР указываются 8 видов, объединенных в 2 секции: sect. Ebracteolatae (*T. latifolia, T. orientalis* Presl, *T. Veresczagini* Kryl. et Schischk., *T. Laxmanni* Lepech.), sect. Bracteolatae (*T. elephantina, T. angustifolia, T. angustata, T. minima*). В обработке Б.А. Федченко система Гребнера вошла практически во все отечественные «Флоры» и «Определители».

Во второй половине 20 в. H. Riedl (1970), обрабатывая род для «Flora Iranica», сделал попытку пересмотра системы: приводимые им 11 видов рогозов распределены в 2 секции – Typha и Bracteatae Schnizlein, во второй секции выделено 2 подсекции – Bracteatae и Rohrbachia Kronf. Следующий пересмотр системы был осуществлен В.М. Клоковым и А.Н. Красновой (1972), которые выделили новую секцию Foveolatae Klok. fil. et A. Krasnova, объединяющую виды с ячеистой поверхностью пестичной части соцветия, описанные Е.Г. Победимовой – *T. grossheimii* Pobed., *T. foveolata* Pobed., *T. turcomanica* Pobed., а также *T. pontica* Klok. fil. et Krasnova. Т.Г. Леонова, обрабатывая род для «Флоры Европейской части СССР» (Леонова, 1979), в «Новостях систематики высших растений» (Леонова, 1976) вновь приводит лишь 2 секции, ставшие уже традиционными – Typha и Bracteolate Graebn., сведя секцию Foveolatae в синонимы подсекции Bracteatae

секции Bracteolate. В типовой секции Т.Г. Леоновой выделяется новая подсекция Engleria Leonova, которая Н.Н. Цвелевым в «Новостях систематики высших растений» (Цвелев, 1984) была повышена до ранга секции. Новая система рода была использована им в «Сосудистых растениях советского Дальнего Востока» (Сосудистые…, 1996), однако в «Определителе растений Северо-Западной России» (Цвелев, 2000б) он вернулся к прежней системе, поместив *T. laxmannii* в секцию Typha.

Новая система рода была предложена А.Н. Красновой (1999), которой для территории Евразии приводятся 23 бинарных названия, объединенных в 4 секции. В типовой секции автор выделяет 3 подсекции: subsect. Typha, Komarovia A. Krasnova и Remotiusculae A. Krasnova. В секции Bracteolatae – указывается 4 подсекции: Elephantinae A. Krasnova, Bracteatae H. Riedl, Foveolatae (A. Krasnova) A. Krasnova и Hibridae A. Krasnova. По одной подсекции выделено в секциях Engleria (subsect. Laxmania A. Krasnova) и Minimae A. Krasnova (subsect. Rohrbachii H. Riedl). Дополнительно приводятся 3 таксона с бинарными названиями и неясным статусом.

В этом же году свой вариант системы рода для территории России приводит Е.В. Мавродиев (1999), который, помимо трех традиционных секций Typha, Bracteolatae Graebner (с двумя подсекциями Bracteolatae и Rohrbachia Riedl) и Engleria (Leonova) N. Tzvel., указывает две нотосекции – nothosect. Typhaolatae E. Mavrodijev et Yu. Alekseev, включающую два гибридогенных вида *T.* × *glauca* Godron и *T.* × *provincialis* A. Gamus, и nothosect. Typheria E. Mavrodijev с одним нотовидом *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev. Впоследствии этим же автором виды подсекции Rohrbachia отнесены к самостоятельному роду Rohrbachia (Kronf. ex Ried.) Mavrodiev (Мавродиев, 2001), включающему 3 вида: *Rohrbachia minima* (Funk) Mavrodiev, *R. martinii* (Jord.) Mavrodiev, *R. alekseevii* (Mavrodiev) Mavrodiev. Позднее самостоятельность выделенного рода была подтверждена на основе результатов молекулярно-генетических исследований (Mavrodiev et al., 2010). Об обособленном положении *T. minima* свидетельствуют также данные корейской группы ученых (Kim, Choi, 2011), делающие вывод о том, что этот вид является сестринским по отношению к другим 8 видам исследованных ими рогозов. Критический пересмотр рода позволил также Е.В. Мавродиеву установить положение в системе ряда видов. Так, *T. orientalis* C. Presl был выведен из типовой секции и помещен в секцию Engleria (Mavrodiev, 2002), объем которой существенно увеличился за счет

вновь описанных видов *T. tichomirovii* Mavrodiev, *T. valentinii* Mavrodiev, *T. joannis* Mavrodiev (Мавродиев, 2002; Mavrodiev, 2000, 2002).

1.2. Эколого-биоморфологическая характеристика рогозов.

Рогозы представляют собой многолетние, довольно крупные прибрежно-водные или болотные травы с длинным, горизонтально ползучим корневищем, обильно симподиально ветвящимся. От толстого корневища отходят корни двоякого рода: одни из них, тонкие и сильно разветвленные, находятся в воде, поглощают из нее питательные вещества и участвуют в образовании сплавин, другие уходят в грунт и служат для закрепления растения, а также использования питательных веществ почвы (Weaver, Clements, 1938; Леонова, 1979, 1982; Краснова, 1999). У рогозов нередко образуются воздушные корни, которые служат для поглощения питательных веществ из воды и для дыхания (Юнусов, 1983).

Стебли рогозов цилиндрические или вальковатые, без вздутых узлов, до 3 м в высоту. Побеги имеют ярко выраженную осевую асимметрию, которая выражается в изменении длины междоузлий от основания к вершине, гетерофиллии, наличии более или менее строго локализованной зоны кущения. Почки возобновления рогозов могут находиться как выше уровня почвы, так и ниже его (Алексеев, Мавродиев, 2000). Листья линейные, иногда ремне- и лентовидные, билатеральные или дорзивентральные, кожистые, реже мягкие, цельнокрайние, у некоторых видов с мелкими зазубринами по краю (Мавродиев, 2001), от нескольких мм до 3,5 см ширины, в основании с влагалищем, к верхушке постепенно суживающиеся. Они всегда вверх направленные, имеют двурядное расположение, равны стеблю или превышают его длину, базальные, на адаксиальной стороне плоские или слабовогнутые, на абаксиальной – более или менее выпуклые, светло- или сизовато-зеленые. Верхние листья своими длинными влагалищами (у рогоза широколистного длиной до 75 см и более) плотно охватывают значительную часть стебля, производя впечатление стеблевых листьев. У *T. minima* репродуктивные побеги лишены листьев с развитой листовой пластинкой (Леонова, 1979, 1982; Краснова, 1999; Мавродиев, 1999).

Особенности анатомического строения листьев рогозов отражают характер их местообитаний: водопокрытый или насыщенный водой грунт с одной стороны и почти полное освещение с другой определя-

ют мелкоклеточность эпидермы и высокую плотность устьиц. Растения, обитающие в подобных биотопах, О.Н. Радкевич (1934) относит к гигрогелиофитам, для которых одинаково характерны признаки гигрофильности и гелиофильности. Листья рогозов амфистоматического типа с дорзивентральным строением мезофилла. Палисадная хлоренхима состоит из нескольких слоев клеток, под которыми находится рыхлый губчатый мезофилл, пронизанный обширными воздушными полостями. Центральная часть листа составлена аэренхимой, представленной тяжами из бесцветных вытянутых клеток, которые делят внутреннюю часть листа на камеры (Нейштадт, 1963). Устьичный аппарат рогозов биперигенного (Мирославов, 1974), или, по классификации И.П. Барановой (1978), парацитного типа. Устьица расположены продольными рядами между тяжами проводящих пучков. И.П. Бородин (1938) отмечает, что из всех исследованных растений наибольшее число устьиц наблюдалось у *Typha* (1326 устьиц на 1 мм^2 поверхности), не указывая при этом конкретный вид. Согласно нашим данным (Капитонова, 2007), количество устьиц у *T. latifolia* достигает 720 на 1 мм^2 листовой поверхности, но их плотность может быть и значительно меньше. Основные эпидермальные клетки обычно четырех-многоугольной формы с прямыми антиклинальными стенками. Сосуды имеют лестничную перфорацию, есть во всех частях растений (Леонова, 1982).

Цветки рогозов актиноморфные, мелкие, однополые и однодомные, очень многочисленные, собраны в цилиндрические соцветия, верхняя часть которых рыхлая и узкая, состоит из тычиночных цветков, нижняя, более плотная и широкая, – из пестичных цветков, у ряда видов имеющих прицветнички. Околоцветник простой, состоит из многочисленных волосков (Water plants …, 1974; Леонова, 1979, 1982). Тычиночное соцветие после высыпания пыльцы ссыхается, становится остроконечным, цветки опадают. Пестичное соцветие, в период зрелости плодов, может иметь диаметр 2-3 см и длину до 40 см (Muencher, 1944). В мужских цветках обычно 3, реже от 1 до 8 тычинок. Тычиночные нити свободные или сросшиеся. Пыльники сидят по бокам короткого и широкого закругленного наверху связника, прикреплены к нему своим основанием и вскрываются продольной щелью. Пестичные цветки 3 типов: плодущие, стерильные с недоразвитой семяпочкой и неплодущие булавовидные карподии (Krattinger, 1975; Леонова, 1979, 1982).

Пыльцевые зерна рогозов одиночные или собраны в тетрады, оболочка их с поровидной апертурой, сетчатая, со скульптурной мембраной. Что касается гинецея рогоза, то многие ботаники признают его истинно мономерным, состоящим из одного плодолистика, а другие считают его псевдомономерным, с полностью редуцированным вторым плодолистиком. Столбик длинный, с однобоким лопатовидным, ланцетным или линейным рыльцем (Engler, 1964; Леонова, 1982).

Цветут рогозы в июне-июле, являются анемофильными растениями. Перекрестное опыление обеспечивается более ранним созреванием рылец по сравнению с тычинками (протогиния). В то время, когда рыльца уже совершенно готовы к приему пыльцы, пыльники на том же растении еще плотно замкнуты. Поэтому длинные и липкие рыльца могут опыляться только пыльцой других растений. Для рогозов известна способность к гибридизации (Леонова, 1982; Краснова, 1999; Мавродиев, 1999).

Плоды ореховидные, созревают осенью. В каждом плоде 1, реже 2-3 семени. Семена с маленьким прямым зародышем, находящимся в середине обильного мучнистого эндосперма, и очень тонким перисспермом. Зрелые женские соцветия рогоза (их иногда называют «шишками») как бы лопаются или разрываются, из них бугорками начинают энергично выступать снабжённые летучками из длинных волосков плоды, которые подхватываются ветром и разносятся на большие расстояния (анемохория). Во время полета волоски плода отклоняются вниз к основанию ножки, а сам плод переворачивается на 180° и оказывается (вместе с рыльцем) внизу под «раскрытым парашютом» из волосков. В таком виде плоды легко удерживаются в потоках воздуха (Sculthorp, 1967; Grime, 1979; Леонова, 1982). Плоды рогоза тяжелее воды и, попав на её поверхность, первые 1-3 дня держатся на воде благодаря своим волоскам, а затем погружаются на дно (Нейштадт, 1963). Водными течениями плоды могут переноситься на некоторое расстояние (частичная гидрохория). На всхожесть семян влияет много факторов окружающей среды, поэтому для рогозов более характерным является вегетативное размножение (McNaughton, 1968; A treatise on limnology, 1975).

Эколого-биоморфологическую группу, к которой относятся рогозы, разные авторы называют по-разному. Так, согласно Г.И. Поплавской (1948) рогозы входят в группу воздушно-водных растений, или гидрофитов. Авторы монографии «Макрофиты – индикаторы измене-

ния природной среды» (1993) относят рогозы к группе охтогидрофитов – растений, большую часть вегетационного периода связанных с прибрежной, болотной и наземной экофазами и лишь короткое время – с лимнофазой. Согласно современным представлениям (Катанская, 1981; Папченков, 1985, 2001, 2003; Лапиров, 2002, 2003; Папченков и др., 2003) виды рода включаются в группу гелофитов, или воздушно-водных растений, с погруженной в воду нижней частью стебля.

Согласно системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962), рогозы относятся к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими несуккулентными побегами. В системе жизненных форм, построенной на принципах и подходах C. Raunkiaer (1905; 1934), рогозы включаются в группу вегетативно-подвижных явнополицентрических длиннокорневищных многолетних поликарпических травянистых растений (Савиных, 2010). С учетом таких важнейших признаков, как длина горизонтальной части корневища, темп побегообразования, структура зоны кущения, структурные особенности сформированных парциальных кустов, Ю.Е. Алексеев и Е.В. Мавродиев (2000) выделяют три жизненные формы рогозов:

1. Длиннокорневищные многолетники с элементами рассеянного ветвления, симподиально разветвлённым годичным побегом и парциальным кустом различной степени сложности. К данной жизненной форме относят виды подсекции Rohrbachia (или рода *Rohrbachia* в понимании Е.В. Мавродиева (2001)). Рогозы этой жизненной формы имеют наиболее короткоживущие парциальные кусты (живут менее 5 лет, обычно 2-3 года).

2. Длиннокорневищные многолетники с концентрированным ветвлением, чаще простым или реже разветвлённым годичным побегом и обычно разветвлённым (многоосным) парциальным кустом. К этой жизненной форме относятся *Typha angustifolia, T. australis, T. domingensis, T. elata, T. elatior, T. intermedia, T. shuttleworthii, T. laxmannii* var. *getica*. Рогозы, относящиеся к данной жизненной форме, имеют наиболее долгоживущие парциальные кусты, которые в ряде случаев (*T. angustifolia*) живут до 20 лет и более.

3. Длиннокорневищные многолетники с концентрированным ветвлением, всегда разветвлённым годичным побегом и малоосным парциальным кустом. К этой жизненной форме относятся *T. laxmannii* s. str., *T. latifolia* s. str., *T.* × *glauca, T.* × *argoviensis*. Парциальный куст живет от 3 до 6 (7) лет.

По биоморфологическим характеристикам виды, входящие в подсекцию Rohrbachia, существенно отличаются от других рогозов, что явилось основанием для выделения в составе семейства рогозовые, до этого считавшегося монотипным с единственным родом *Typha*, ещё одного рода – *Rohrbachia* (Kronf. ex Reidl) Mavrodiev (Мавродиев, 2001). Входящие в этот род виды отличаются от представителей рода *Typha* отсутствием околоцветника у мужских цветков, а также волосками околоцветника женских цветков, на верхушке всегда ясно утолщённых. Кроме того, у видов рода *Rohrbachia* верхушка отдельного колоска женского соцветия всегда короче базального участка того же колоска, не несёт пистиллодиев (карподиев) или стерильных цветков в виде пучка волосков, ни один из слоёв околоплодника не разрывается, поэтому плод следует называть орехом, пластинки срединных листьев по краю обычно с многочисленными, очень мелкими, вверх направленными зубчиками. Представители этого рода являются прибрежно-луговыми растениями и встречаются только во внетропических районах Евразии, обычно с субтропическим и умеренным климатом.

Об обособленном положении низкорослых рогозов говорит и А.Н. Краснова (2003), которая считает, что характерной и отличительной особенностью *T. minima* Funck, *T. pallida* Pobed., *T. martinii* Jord., *T. varsobica* A. Krasnova и других близких видов, объединяемых ею в подрод *Rohrbachia* и секцию *Minimae*, кроме жизненной формы, является наличие большого количества карподиев. Плодущие цветки у названных видов с длинными столбиками и рыльцами, волосков гинофора мало, часто отсутствуют, прицветничков много. Архаичными признаками подрода и секции можно считать наличие в тычиночной части соцветия одиночных тычинок на длинных цветоножках с надсвязником, заполненном рафидами. Ось тычиночной части часто без волосков, голая.

Рогозовые часто являются пионерами зарастания водоемов, что связано с большим количеством анемохорных плодов и энергичным вегетативным размножением с помощью корневищ (Флора Азербайджана, 1950; Леонова, 1982). Растут они, как правило, по топким берегам рек, озер, прудов, стариц, каналов, водохранилищ, на болотах, в сырых заболоченных местах, но преимущественно в мелких стоячих или медленно, реже быстро текучих, пресных, иногда слабосолоноватых, мягких водах. В тех случаях, когда рогоз выходит в открытую воду, он образует густые чистые заросли. Рогозы предпочитают пес-

чаный или слегка заиленный грунт, глубину воды 30-50 см, легко переносят частые и резкие колебания уровня воды, но не выносят длительного пересыхания грунта (Graebner, 1900; Harris, Marshall, 1963; Леонова, 1982). Наблюдения над *T. latifolia* – важном компоненте пресноводных ветландных экосистем Северной Америки – показали, что этот вид хуже всего развивается при периодическом пересыхании грунта, тогда как длительное или периодическое обводнение субстрата не является для него негативным фактором (Li et al., 2004). В пресноводных экосистемах, в частности придорожных канавах и пресноводных маршах, заросли *T. angustifolia* и *T. latifolia* при совместном обитании с сообществами *Phragmites australis* оказываются менее конкурентоспособными и последний вид показывает преимущества над рогозами в подобных местообитаниях (Bellavance, Brisson, 2010).

При благоприятных условиях рогозы способны быстро захватывать свободные пространства. Наибольшим темпом горизонтального роста отличается *T. domingensis*, распространяющийся со скоростью 9,8 м/год, тогда как для *T. angustifolia, T. latifolia* и *T.* × *glauca* этот показатель варьирует от 2 до 5,2 м/год (Fraga, Kvet, 1993). С увеличением глубины плотность зарослей *T. angustifolia* и *T. latifolia* уменьшается, при совместном обитании этих двух видов последний имеет преимущества над первым на мелководных участках, вытесняя *T. angustifolia* в более глубоководную зону (Grace, Wetzel, 1998).

Основное число хромосом рогозов равно 15 (Smith, 2010).

1.3. Филогения и история расселения рогозов

Способность покрытосеменных растений приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды связывают со значительными колебаниями климата в период их возникновения и становления. Считается, что первые покрытосеменные имели преимущества перед голосеменными при заселении нарушенных и нестабильных местообитаний, входили в пионерные сообщества, и при палеогеографических перестройках вытесняли голосеменные (Мейен, 1987). В палеоботанической летописи бесспорные цветковые появляются в конце раннего мела (готерив – ант, 125-112 млн. лет назад (Красилов, 1989), согласно другим данным – 135 млн. лет назад (Chambers et al., 2008, цит. по: Современные подходы…, 2008), а в начале позднего мела почти повсеместно становятся заметным компонентом в растительном покрове и вскоре занимают главенствующее положение в палеофлорах

обоих полушарий (Буданцев, 2007). Происхождение цветковых рассматривается не как одноактное событие, а процесс, растянувшийся примерно на 20 млн. лет, от Неокома (готерива) до раннего сеномана (примерно 125-105 млн. лет назад), позволяющий предполагать политопное и полихронное возникновение ангиоспермов (Красилов, 1989). В последнее время родиной антофитов (цветковых) считаются области Юго-Восточной Азии (Тахтаджян, 1954) и Центральной Азии (Забайкалье, Монголия, Северный Китай) (Красилов, 1989), откуда антофиты расселились по всему Земному шару, и это привело к дифференциации наземной флоры по крайней мере на два климатических типа: тропический теплолюбивый и внетропический умеренный. В Евразии семейственный и, возможно, родовой спектр флоры покрытосеменных сформировался уже в меловом периоде (Тахтаджан, 1954), а в палеоген-неогене в целом завершается формирование родового состава флоры континента, в том числе и его гидрофильного компонента, типичными представителями которого являются виды рода *Typha*.

Общая филогенетическая реконструкция рогозов Евразии дана А.Н. Красновой (1999), согласно представлениям которой род *Typha* имеет чёткие тропические корни. Вероятно, его предковые меловые формы, произошедшие от гипотетических мезофитов (гигрофитов?) тропического леса, перешедших вторично к условиям водной среды в составе специализированной группы *Helobiae* (Болотниковые) (Проханов, 1974), были связаны с периодически заболачивающимися окраинами водоёмов. Наиболее тесные филогенетические связи рогозовых прослеживаются с семейством *Pandanaceae* (Тахтаджян, 1966, 1987), представители которого не выходят за пределы тропиков Старого Света.

Рогозовые имеют много общего с семейством *Sparganiaceae*, что становится причиной рассмотрения *Typhaceae* в более широком объеме с включением в его состав подсемейств *Typhoideae* L. и *Sparganioideae* Rudolphi (Леонова, 1982). Большинство же авторов (Нейштадт, 1963; Маевский, 1964, 2006; Цвелёв, 2000б и др.) принимают эти два подсемейства как самостоятельные семейства – *Typhaceae* и *Sparganiaceae*.

Историческое образование и эволюция рогозов происходили на прибрежных участках водоёмов, своеобразных экотонных зонах между водной экосистемой и сушей, что отразилось на биоморфологических особенностях представителей этой группы: рогозы, обитая «по

колено» в воде, приобрели гидроморфные черты (развитая аэренхима, частичная гидрохория, мощное корневище, вегетативное размножение и др.), но, не потеряв связи с сушей, сохранили и мезоморфные особенности строения (выраженная механическая ткань, наличие кутикулы, мелкоклеточность тканей вегетативных органов, миниатюризация растения, уменьшение ширины листовой пластинки вплоть до редукции и др.). Последующее расширение экологического пространства осуществлялось благодаря наличию значительных преадаптационных ресурсов, или, по А.К Скворцову (2005), потенциальной адаптируемости предковых форм рогозов и было направлено в сторону освоения широкого спектра экотопов, получивших общее название ветландов – сырых, обводненных и заболоченных земель. Согласно взглядам А.Л. Тахтаджяна (1966), таксон располагает большими эволюционными возможностями в том случае, когда имеет широкий спектр приспособлений к разнообразным и изменяющимся условиям окружающей среды, обладает адаптивностью, т.е. способностью к адаптациям, пластичностью в процессе исторического развития, что обеспечивает перспективность дальнейшего биологического прогресса. В структурной организации рогозов прослеживаются как относительно примитивные черты (лестничная перфорация, парацитные устьица, простые листья, очередное листорасположение, семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом и др.), так и элементы прогрессивного развития (анемофилия, анемо- и гидрохория, однополые цветки с редуцированным околоцветником, большое количество мелких цветков, собранных в соцветия и др.), что соответствует принципу гетеробатмии и является результатом мозаичной эволюции (Тахтаджян, 1966). Таким образом, неодинаковые темпы специализации разных морфофизиологических координационных цепей рогозов демонстрируют их достаточно хорошую способность к адаптациям и в целом успешную эволюционную стратегию.

Центром происхождения и видового разнообразия рогозов следует, вероятно, считать обширные равнины Ирано-Туранской области, где усыхающий древний Тетис оставлял после себя многочисленные небольшие водоёмы, мелководья которых служили ареной эволюции рода, представленного в пределах этой территории наибольшим видовым разнообразием. Отсюда, с территории Северной Евразии, известны достоверные находки древних, вымерших видов рогозов (*T. latissima, T. Ungeri, T. Kerneri*), приуроченных к олигоценовым отложени-

ям Западной Сибири (Дорофеев, 1963), Казахстана, Малой Азии и Закавказья (Криштофович и др., 1956). Рогозы характерны для олигоценовых и неогеновых отложений европейской части континента (Graebner, 1900; Федченко, 1934; Дорофеев, 1960), где они входили в состав палеокомплексов гигрофильного высокотравья. В палеогене происходит экологическая и географическая экспансия рогозов, в том числе в северном направлении, что могло быть связано с осушением обширных территорий, занятых остатками Тетиса, простиравшихся между Волгой и Уралом, и активным заселением освобождающихся пространств мигрантами из других флорогенетических областей (Завьялов и др., 2002; Буданцев, 2007). Вероятно, к этому времени уже были сформированы основные секции рода. Наиболее древние из современных рогозов, сохранившие примитивные черты строения (*T. elephantina* Roxh.), продолжают осваивать экологические ниши в условиях тропического и субтропического климата. Другая, эволюционно более продвинутая часть рогозов, расширяет область своего распространения в северном и восточном направлениях, заселяя умеренно теплые пространства.

Очевидно, древние виды рогозов, как и в настоящее время, входили в состав палеокомплексов гигрофильного высокотравья. Подобные сообщества с доминированием рогозов были, вероятно, распространены и на территории современного ВКК. Ухудшение климатической обстановки в конце плиоцена – в плейстоцене вызвало перестройку древней теплолюбивой арктотретичной флоры Евразии, что привело к захвату освобождающихся экологических ниш видами, обладавшими широкими преадаптационными возможностями. Территория ВКК оказалась в зоне перегляциального климата (Бутаков, 1981, 1986; Эволюция экосистем..., 2008), в пределах которой место третичных видов довольно быстро было занято менее теплолюбивыми формами (Геологическое прошлое …, 1997). В условиях климатической нестабильности плейстоцена происходит дифференциация рогозов по степени устойчивости к значительным температурным колебаниям и в целом к более холодному климату. Виды, выработавшие такую устойчивость, смогли существенно расширить свой ареал в плейстоцен-голоценовое время. К ним, в частности, относятся широко распространённые в настоящее время *Typha latifolia* и *T. angustifolia*. Уже в раннее послеледниковье пыльца этих растений в значительном количестве фиксируется на широте северного полярного круга (Елина и др.,

2000), а южнее, в том числе на территории ВКК, эти виды входили в число доминантов растительного покрова обводнённых пространств (Прокашев и др., 2003). Существует мнение, что общая биомасса растительности в перигляциальной тундростепи была очень велика, в основном за счет травянистых растений, произраставших главным образом в долинах рек и по берегам озер, которые в летние периоды насыщались талыми ледниковыми водами (Иорданский, 2001). Существенную долю в составе плейстоценовой гигрофильной растительности, наряду с осоками и злаками, составляли, по-видимому, и рогозы: в большом количестве пыльца и плоды *T. latifolia* обнаружены в отложениях позднеледниковья лесной зоны Восточно-Европейской равнины исследованиями Е.Ю. Новенко с соавторами (2008).

Стратегия другой части видов рогозов (например, из секции Engleria (Leonova) N. Tzvel. – *T. laxmannii* Lepechin и близкие к нему виды, а также из секции Rohrbachia Riedl.) заключалась в захвате экологического пространства аридных и субаридных областей; они эволюционировали в направлении выработки адаптаций к временному пересыханию местообитаний и увеличению концентрации солей в субстрате, чему могло способствовать усовершенствование прежних приспособлений к существующим условиям, которые можно рассматривать как морфофункциональные преадаптации (Иорданский, 2001). К ним, в частности, можно отнести мелкоклеточность покровной ткани вегетативных органов рогозов, весьма характерную и для растений засушливых районов (Григорьев, 1955; Гамалей, 1988). Не случайно, *T. laxmannii* в последнее время довольно активно расширяет свой ареал в северном направлении, используя для этого в качестве миграционных путей автомобильные и железные дороги (Капитонова, 2002; Щербаков и др., 2004; Пузырев, 2006; Третьякова, 2010). Приспособление к жизни в условиях аридного климата отразилось в общей структурной организации рогозов, что выразилось в таких характеристиках, как сокращение срока жизни отдельного парциального куста, уменьшение ширины листовой пластинки, миниатюризация отдельных органов и растения в целом, достигшая максимального проявления у *T. minima* – единственного из известных рогозов, у которого отсутствуют развитые листья на репродуктивном побеге.

Таким образом, современное таксономическое разнообразие рогозов, насчитывающее по разным данным от 8-15 (Casper, Krausch, 1980; Леонова, 1982; Smith, 2010) до 23 (Краснова, 1999) и более ви-

дов, является следствием адаптивной радиации рассматриваемой группы, обладающей значительными преадаптационными возможностями и высокими темпами эволюции специализированных организмов. Представители рода *Typha* распространены почти по всему миру. Они произрастают в пределах субарктического, умеренного и тропического климатических поясов, на севере доходят до полярного круга, а на юге – до южной оконечности Южной Америки, встречаются в Тасмании и Новой Зеландии, поднимаются в горы до высоты 2250 м над уровнем моря (Леонова, 1982). Наибольшее таксономическое разнообразие рогозов характерно для Евразии, где по данным А.Н. Красновой (1999) встречается 23 вида, включая гибриды. Обобщая работы отечественных специалистов по роду *Typha*, можно заключить, что только на территории России произрастает не менее 20 видов рогозов (по мнению И.М. Распопова с соавторами (2011) в России встречается 18 видов из семейства *Typhaceae*). В Америке обитает 3 вида, а также гибридогенный вид *T.* × *glauca* Godron (Lee, Fatrbrothers, 1969). S.G. Smith (2010), кроме того, приводит для Северной Америки еще два гибрида (*T. domingensis* × *T. latifolia* и *T. angustifolia* × *T. domingensis*). В Африке встречается 4 вида (Леонова, 1982), в Западной Европе отмечено произрастание 3-6 видов без учета гибридов (Reichenbach, 1847; Cook, 1980; Flora Iberica, 2007), для Австралии, Тасмании и Новой Зеландии указывается 1 вид – *T. orientalis* C. Presl (Леонова, 1982). Самыми распространёнными видами являются рогозы широколистный (*T. latifolia* L.) и узколистный (*T. angustifolia* L.), обитающие как в Старом, так и Новом Свете.

Выработанные рогозами адаптации к обитанию в экстремальных условиях значительно увеличили их шансы на выживание в настоящее время, когда типичные для рогозов местообитания испытывают сильнейший антропогенный пресс. Наблюдения показывают, что сообщества именно этой группы растений зачастую выступают в качестве пионерных при зарастании антропогенно трансформированных и искусственных экотопов (Капитонова, Дюкина, 2009).

1.4. Гибридизация в роде *Typha*

Климатические колебания и связанная с ними нестабильность гидрорежима мест обитания рогозов, вероятно, уже в плейстоцене, а может быть и раньше, приводили к перекрыванию ареалов разных видов этого рода, результатом чего могла быть спонтанная гибридиза-

ция, весьма характерная для рогозов и в настоящее время (Краснова, 1999; Мавродиев, 1999). По мнению Н.Н. Цвелева (2000а), массовое формирование гибридов чаще всего происходит в критических ситуациях, например, во время направленных климатических изменений, когда один из видов, более приспособленный к новым условиям, наступает на позиции менее приспособленного вида. При этом процесс гибридизации рассматривается как возможный путь деспециализации таксонов гибридного происхождения (Грант, 1980; Цвелев, 1992, 2000а), позволяющий изменить пределы толерантности гибридов, что представляется чрезвычайно важным для рогозов – растений, достигших определенного уровня структурной специализации своих органов. В результате гибридные особи получают новые возможности для захвата экологического пространства, в том числе в направлении освоения местообитаний с экстремальными условиями, зачастую проявляя агрессивные характеристики, свойственные многим гибридогенным таксонам, как это показано специальными исследованиями (Юрцева, 2006; Schierenbeck, Ellstrand, 2009). Дальнейшая эволюция гибридов может быть отличной от исторического развития родительских видов, что, в конце концов, может привести к формированию новых гибридогенных таксонов (Цвелев, 1972).

Наиболее известным и широко распространенным гибридогенным видом среди рогозов является T. × *glauca*, произрастающий в Европе, Северной и Южной Америке, причем на американском континенте он считается инвазионным видом, завезенным из Европы (Kuehn et al., 1999). Показано, что наиболее вероятным механизмом образования гибридных растений является опыление женских цветков *T. angustifolia* пыльцой *T. latifolia*, но поскольку периоды цветения этих видов слабо перекрываются, к тому же имеется еще ряд морфологических ограничений успешного осуществления межвидового скрещивания, возможность образования устойчивых популяций гибридных растений не высока (Selbo, Snow, 2004). Если гибриды все же образуются, они обычно оказываются стерильными, что, по мнению M.M. Kuehn с соавторами (Kuehn et al., 1999), значительно снижает возможность возвратного скрещивания. Согласно данным других авторов (Мавродиев, Алексеев, 1998), интрогрессивная гибридизация T. × *glauca* с родительскими видами – явление весьма распространенное, гибридные особи способны образовывать определенное количество жизнеспособных семян, поэтому, наряду с вегетативным размножением, для рогоза

сизого характерно и семенное воспроизводство. Свидетельством того, что Т. × *glauca* – вполне устоявшийся гибридогенный вид, могут служить стабильные анатомические и морфологические признаки, хорошо отличающие его от родительских видов (Kuehn, White, 1999; McManus et al., 2002). Т. × *glauca* может формировать собственные монодоминантные заросли, способен произрастать и совместно с родительскими видами, однако при этом угнетает их (Мавродиев, Алексеев, 1998). Анализ молекулярных данных рогозов, формирующих крупные заросли на Великих озерах Северной Америки, показал, что наиболее обычными растениями в пределах исследованных участков оказались гибриды между аборигенным *T. latifolia* и инвазионным *T. angustifolia*: гибриды F1 составляли до 90 % генетт и до 99 % рамет, а возвратные скрещивания с одним или другим из родительских видов составляли 5-38 % генетт. Чистый *T. latifolia* был редок и никогда не составлял больше 12 % генетт (Travis et al., 2010).

Показано, что рогоз сизый предпочитает расти на искусственных и антропогенно-нарушенных местообитаниях, включая сильно нарушенные придорожные экотопы, показывая признаки агрессивного инвазионного вида (Olson et al., 2009). Т. × *glauca* является мощным эдификатором, в местах своего произрастания изменяет физические, химические и биологические характеристики биотопа (Angeloni et al., 2006; Tuchman et al., 2009).

Из других гибридогенных видов рогозов следует назвать *T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev, описанный в 2000 г. (Мавродиев, 2000). Этот нотовид встречается по разнообразным, как правило, антропогенно-нарушенным местообитаниям, нередко в смеси с родительскими видами. Вид описан из окрестностей Волгограда, известен из Казахстана (Наурзумский государственный заповедник) (Мавродиев, 1999, 2000), однако, по-видимому, имеет более широкое распространение: в последние годы он обнаружен на территории ВКК (Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова и др., 2006). Как и Т. × *glauca*, этот нотовид способен образовывать монодоминантные заросли, размножаясь преимущественно вегетативным способом, возможно и семенное размножение.

Появление и дальнейшее распространение *T.* × *smirnovii* в пределах умеренной зоны европейской части России, возможно, следует рассматривать как одно из следствий общепланетарного процесса изменения климата, одним из проявлений которого в рассматриваемом

регионе является смещение к северу зональных и подзональных границ (Коломыц, Розенберг, 2004), что приводит к изменению ареалов и экспансии на север видов южного распространения, в частности, *Typha laxmannii*. Последний, являясь адвентивным видом для территории ВКК и ряда других областей лесной зоны европейской России (Цвелев, 2000б; Нотов и др., 2002; Щербаков и др., 2004), тем не менее, пока не может быть отнесен к инвазивным, поскольку проявляет весьма слабую ценотическую активность (Kapitonova, 2010; Капитонова, 2011). Однако, в результате скрещивания с местными видами рогозов (в частности, с *T. latifolia*) образуются гибридные растения, эколого-ценотический потенциал которых оказывается достаточно широким, чтобы освоить разнообразные антропогенно-нарушенные биотопы.

Помимо указанных гибридогенных рогозов для России приводится еще ряд гибридов: *T.* × *argoviensis* Haussknecht ex Ascherson et Graebner (*T. latifolia* × *T. shuttleworthii*), *T.* × *geze* Rothmaler (*T. angustifolia* × *T. australis*), *T.* × *provincialis* A. Gamus (*T. australis* × *T. latifolia*) (Мавродиев, 1999; Лактионов, 2009). Их распространение в России, а также возможное произрастание на территории рассматриваемого региона требует уточнений.

1.5. Хозяйственное значение представителей сем. *Typhaceae*

1.5.1. Техническое значение

Представители рода *Typha* известны человечеству с глубокой древности: они упоминаются уже в книге Иова. Рогоз узколистный (кивух, коловей, куга, мячка, тырлик, цветуха, чакан, камыш) издревле используется в ткацком деле. Слово «рогожа» – название грубой плетеной упаковочной ткани из узких мочальных лент – происходит именно от слова «рогоз», «рогозник», который в старину служил основным источником сырья для изготовления рогожи и до сих пор используется для производства грубых тканей (мешковины, дорожек и пр.) (Мавродиев, 1997). М.И. Нейштадт (1963) предполагает, что научное название рода *Typha,* возможно, происходит от латинского слова *tiphos* – «болото», но более вероятно, что от греческого *typhos* – «дым», *typhein* – «сжигать», так как зрелые женские части соцветия имеют вид как бы обгоревших.

Волокно рогоза, обработанное щелочью, может быть длинным (от 300 до 1000 мм) или куделообразным (от 50 до 300 мм), имеет преимущество перед волокном пеньки, льна и кенафа в том, что оно гиг-

роскопично и легко окрашивается в любой цвет стандартными красителями для хлопчатобумажных и шерстяных тканей. Выход волокна составляет до 35-40%, но оно довольно хрупкое, что делает его ценным сырьем для производства подбивочных материалов. Очёсы и отходы чеканного волокна пригодны для изготовления войлока (Мавродиев, 1997).

Высокое содержание в листьях калийных солей щавелевой кислоты позволяло использовать их в качестве сырья для производства поташа (отсюда сербское название рогоза – «поташник»). Зрелые женские части соцветия употребляли в качестве заменителя ваты, а также набивочного и термоизоляционного материала (в качестве источника сырья для производства рогозита – заменителя натуральной пробки в холодильной промышленности). Волоски околоцветника женских цветков раньше использовались для изготовления искусственного шелка, кинопленки, а также получения особой целлюлозы для производства нитроглицерина (Федченко, 1934). Толстые соцветия рогозов используются для чеканки бочек, кораблей и барж (Muencher, 1944).

Вертикальные побеги и листья рогоза используются в качестве топлива, подвязочного материала в садоводстве, подстилки для скота, а также для приготовления низкосортной бумаги и картона, для плетения матов, корзин, сумок, циновок, шляп, веревок, шпагатов. После обработки битумом надземные побеги можно использовать как кровельный материал. В бондарном деле побегами пробивают и прокладывают швы в бочках и кадках. Из стеблей с женскими початками делают трости (Пашкевич, Юдин, 1978; Dogan et al., 2008).

Рогозовый «пух», т.е. хохолки плодов, применяется при изготовлении спасательных курток и жилетов (от погружения в воду), причём для одного жилета идёт в среднем 1220 г «пуха» (Нейштадт, 1963).

1.5.2. Лекарственное значение

Препараты, приготовленные из рогозов, проявляют антибактериальную, фунгицидную, протистоцидную, фитонцидную, антифаговую и слабую противоопухолевую активность. Настой из подземных частей растений *Typha angustifolia* и *T. laxmannii* используют в качестве наружного ранозаживляющего и кровоостанавливающего средства. Примочки из отвара корневищ рогозов применяются в Южной Америке для лечения опухолей. Пыльца применяется в Китае в качестве ан-

тисклеротического средства, а в составе многокомпонентного сбора – для лечения уретритов и циститов (Растительное сырье СССР, 1950).

Настой корневищ и листьев рогоза узколистного помогает при диарее и дизентерии. Измельченные свежие листья – старинное народное средство для заживления ран и остановки наружных кровотечений. Волоски гинофора применяются как ранозаживляющее средство.

Отвар из корневища рогоза широколистного – это противовоспалительное, противолихорадочное, вяжущее, мягчительное средство, которое используется при лечении цинги, гастритов, венерических заболеваний, психических болезней, наружно – при стоматитах, абсцессах и бородавках. Зола, полученная при сжигании соцветий и соплодий, применяется при ожогах, гнойных ранах как ранозаживляющее средство (Кононов, Просяный, 1949; Леонова, 1982; Растительные ресурсы России …, 1994).

1.5.3. Пищевое и кормовое значение

Подземная часть рогозов узколистного и широколистного пригодна для получения крахмала, в измельченном виде она используется в качестве добавки к ржаной и пшеничной муке (не более 25%), и как самостоятельное сырье для выпечки хлеба, а также считается диетическим продуктом для больных сахарным диабетом, в измельченном жареном виде является суррогатом кофе (Muencher, 1944; Чернов, Чернова, 1989; Растительные ресурсы России …, 1994).

Корневище рогоза содержит до 18% протеина, 46% крахмала, 21,7% клетчатки (Растительное сырье СССР, 1950). По данным Е.Н. Кондратюк с соавторами (О кормовых свойствах …, 1977) протеина в рогозах содержится 12-15%, сахаров – 9,7%. Корневища рогоза широколистного содержат значительное количество крахмала и могут служить для его получения (Леонова, 1982).

Молодые вертикальные побеги в свежем, маринованном, солёном виде используются для салатов, а также могут добавляться в супы. В вареном виде они могут заменить спаржу, жареными применяются как приправа к мясным и рыбным блюдам. Семена рогоза съедобны и могут использоваться в кондитерском деле (Мавродиев, 1997).

Рогозы можно использовать как витаминное средство при гиповитаминозах. Так, в листьях рогоза широколистного до цветения со-

держится 71,0-82,2 мг витамина С, в листьях рогоза узколистного – 150-200 мг, в молодых стеблях – 100 мг (Клобукова-Алисова, 1958).

Всё растение рогоза пригодно для силосования, в качестве пастбищного для свиней, охотно поедающих подземные части рогозов. Корневища могут добавляться в корм свиньям вместо картофеля (Нейштадт, 1963). Молодые стебли и корневища рогоза служат кормом для охотничье-промысловых животных: ондатры, нутрии, бобра, выхухоли, бурого медведя, кабана, лося (Гаевская, 1966; Кормовая база…, 1979). Молодые побеги охотно поедают карпы. Учитывая хорошие кормовые качества рогозов, их рекомендуют выращивать в охотничьих хозяйствах. Известно, что в зарослях рогоза охотно селятся водные птицы (Кононов, Просяный, 1949; Gyltz, Myzer, 1954; Пашкевич, Юдин, 1978; Леонова, 1982; Растительные ресурсы России …, 1994; Матвеев и др., 2005; Садчиков, Кудряшов, 2005). Исследованиями Bruquetas de Zozaya и Neiff (1991) показано, что количество микробеспозвоночных, являющихся кормом для рыб и водоплавающих птиц, в зарослях рогозов достоверно больше, чем там, где их нет.

1.5.4. Использование в биологической очистке воды

Рогозы являются хорошим биофильтром для очистки бытовых и промышленных стоков, нефтяных загрязнений. Помимо удовлетворительного осаждения органических взвесей из сточных вод, рогоз узколистный преимущественно аккумулирует из них азот (Мавродиев, 1997) и натрий (Якубовский и др., 1975).

Крупные макрофиты способны извлекать из воды в больших количествах биогенные элементы и этим предупреждать и снижать степень эвтрофирования водоемов. Высшие водные растения, в том числе рогозы, потребляя растворенные минеральные вещества, выполняют функцию деминерализации. Показано (Волга, Кравец, 1977), что рогозы интенсивно поглощают минеральные соли сточных вод в гидромелиоративных каналах. Например, рогоз узколистный изымает из фильтрата 30% солей и 50% хлоридов. Показана перспективность использования рогозов (в частности, *T. angustifolia*) как растений, обладающих высокой устойчивостью к минеральному загрязнению, для создания искусственных растительных сообществ в биоочистных прудах (Бактыбаева, 2009).

Известно, что при увеличении количества ионов металлов в питательном растворе наблюдается увеличение их содержания в расти-

тельных тканях (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Установлено, что рогозы узколистный и широколистный, как и другие макрофиты, способны поглощать из воды биогенные элементы и физиологически активные вещества – фенолы, ядовитые соли тяжелых металлов, пестициды и др. (Bayly, 1972; Królikovska, 1976; Морозов, 1977; Кокин, 1982; Кроткевич, 1982; Finlayson, 1984; Grace, 1988; Ulrich, Burton, 1988; Ecosystems of Florida, 1990; Jordan et al., 1990; Особенности …, 2000; Свириденко, 2000; Садчиков и др., 2005; Капитонова, 2007), при этом значительная часть этих элементов остаётся в отмерших остатках растений, в частности, в листьях, стеблях и соцветиях (Якубовский и др., 1975; Davis, 1991). По нашим данным (Капитонова, 2007), в подземных органах рогоза широколистного может накапливаться: железа – до 5150,0 мг/кг, марганца – до 5562,5 мг/кг, никеля – до 13,1 мг/кг, цинка – до 290,0 мг/кг, меди – до 55,0 мг/кг, в листьях: железа – до 1964,8 мг/кг, марганца – до 8400,0 мг/кг, никеля – до 102,2 мг/кг, цинка – до 98,0 мг/кг, меди – до 37,3 мг/кг, в женских соцветиях: железа – до 450,0 мг/кг, марганца – до 680,0 мг/кг, никеля – до 36,7 мг/кг, цинка – до 50,0 мг/кг, меди – до 23,7 мг/кг. Т. Таубаев (1977) отмечает, что рогозы массово развиваются в водоёмах, загрязнённых коммунально-бытовыми стоками.

Исследования Н.В. Морозова и Г.Н. Петрова (1972) показали, что товарная неэмульгированная нефть, заключенная в плавающие кольца площадью в 63,5 см^2, при толщине пленки 0,06 мм в сосудах с рогозом узколистным исчезала к 4-5-му дню, при толщине 0,6 мм через 20-22, а с камышом озерным через 18-20 дней, при толщине 2,0 мм с обоими растениями в течение 30-32 дней. В экспериментах с рогозом узколистным турбинное масло разрушалось за 8 дней, автол и нигрол – за 15-17 дней, а, например, в присутствии элодеи канадской турбинное масло разрушается через 7-8 дней, автол и нигрол – через 20-22 дня.

Внесение товарной и сырой нефти в количестве 1 г/л благоприятно влияло на рост и развитие воздушно-водных растений. Повышались яркость окраски и тургор клеток, увеличивались прирост и количество побегов. Наиболее заметна была разница в состоянии растений в сосудах с нефтью и без нее у камыша озерного, рогозов узколистного и широколистного. Известно, что скорость разложения нефти и нефтепродуктов зависит от численности бактерий. С началом разрушения нефтяной пленки число бактерий начинает увеличиваться и

достигает максимума на 3-4-й день. Показано, что общее число бактерий в сосудах с рогозами узколистным и широколистным и осокой к 3-4-му дню увеличивается в 1,5 раза, а с камышом озерным, сусаком зонтичным, элодеей канадской, рдестом блестящим – в 2,0-2,5 раза (Морозов, Петров, 1972).

Для интенсивного самоочищения вод, загрязнённых нефтью, М.Я. Прыткова (2002) рекомендует использовать на участках с небольшой глубиной (до 0,7 м) рогозы узколистный и широколистный в комплексе с другими гело- и гидрофитами.

Рогозы могут быть использованы в фитосанации рек и водохранилищ в комплексе с другими водно-воздушными растениями, в качестве биологического укрепления на эродируемых водой участках земли. Укрепление берегов с помощью макрофитов признано наиболее простым и экономичным способом (Кроткевич, 1982).

Высокоэффективное испарение воды растениями рогоза узколистного наряду со способностью его зарослей осаждать значительные количества ила, при определенных условиях приводит к загниванию рогозового опада на заболачивающихся биотопах. Все рогозы создают серьезные проблемы при орошении полей, поскольку способствуют быстрому зарастанию ирригационных систем и сооружений (Water plants …, 1974; Sale, Wetzel, 1983; Мавродиев, 1997).

Сырая надземная фитомасса рогоза узколистного на водоёмах и водотоках Среднего Поволжья достигает 14,0 кг/м^2 (Папченков, 2001, 2003б). Т.А. Варфоломеева (1976, 1977) приводит данные по продуктивности сообществ формации Typheta angustifoliae на Ижевском водохранилище, согласно которым сырой вес рогозовых сообществ составляет 480 ц/га, сухой – 71 ц/га. Этим же автором указывается, что рогозы широколистный и узколистный являются основными сплавинообразователями на исследованном ею водохранилище. В работах зарубежных авторов приводятся данные по воздушно-сухой биомассе. Так, рогоз широколистный в Канаде продуцирует 0,46-0,85 кг/м^2 сухой массы, в Чехословакии – 1,15 кг/м^2, в Великобритании – 1,07 кг/м^2, в Северной Америке –1,49 кг/м^2. Максимальные величины биомассы отмечаются в середине августа – в сентябре (Whigham, Simpson, 1978; Lieffers, 1983; Sale, Wetzel, 1983).

Часто рогозы, особенно обширные заросли рогоза южного (*T. australis* Schumacher et Thonning) на берегах Нила и других африканских рек, мешают судоходству, забивают запруды, каналы, ирригаци-

онные сооружения, мелкие реки. Сплетения корней и корневищ служат убежищем для личинок москитов, защищая их от хищных рыб. По этим причинам в Африке и на Мадагаскаре рогоз занесен в список вредных водных растений. В Португалии, США и Средней Азии некоторые виды рогоза считаются злостными сорняками рисовых полей. Для борьбы с ними применяют как механические способы, так и химические методы. Поврежденные корни и корневища всплывают на поверхность воды, где через 3-4 суток погибают (Сорные растения СССР, 1934; Леонова, 1979; Sharma, Kushwaha, 1990).

1.5.5. Декоративное значение

Женские соцветия рогозов («шишки») часто используют при изготовлении сухих букетов для украшения интерьеров (Кононов, Просяный, 1949; Леонова, 1982), а мечевидные листья – для составления букетов и изготовления декоративных предметов интерьера (Наумова, Осипова, 1993; Осипова, 2001; Фомина, 2003). Рогозы широко используются для оформления берегов водоёмов разной величины и назначения. Для крупных водоёмов хорошо подходят *T. latifolia* и *T. angustifolia*. Початки рогоза широколистного сохраняют декоративность до весны, когда они разлетаются на мелкие семена. Рогоз узколистный не всегда образует початки из-за недостатка тепла, но привлекает внимание даже одними листьями, которые после первых осенних заморозков окрашиваются в бронзовый цвет.

По берегам небольших водоёмов рекомендуется высаживать *T. laxmannii* и *T. minima*, которые могут расти в контейнерах не менее 12 лет. Рогоз малый используется для декорирования небольших водоемов уже с 1813 г. Он образует початки, которые украшают сад в течение осени, зимы и даже весны следующего года (Рогоз …, 2006).

Таким образом, рогозы имеют большое значение во многих областях народного хозяйства и могут быть использованы в медицине, кулинарии, фитодизайне, сельском хозяйстве, промышленности, при рекультивации загрязнённых территорий, фитосанации водоёмов, и, в первую очередь, рогозы, как продуценты, являются неотъемлемой частью прибрежно-водных биоценозов.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

2.1. Географическое положение

Вятско-Камский край расположен в Западном Предуралье, между 55°40' – 60°30' с.ш. и 48°20' – 56°40' в.д. Площадь данной территории составляет около 140 тыс. км^2. Протяженность с севера на юг – около 500 км, с запада на восток – 440 км. ВКК охватывает около половины территории Кировской области (Афанасьевский, Омутнинский, Белохолуницкий, Слободской, Фаленский, Зуевский, Кирово-Чепецкий, Оричевский, Котельничский, Верхошижемский, Куменский, Сунской, Богородский, Унинский, Советский, Нолинский, Немский, Лебяжский, Кильмезский, Малмыжский, Вятско-Полянский административные районы), четверть – Пермского края (Гайнский, Кочевский, Косинский, Юрлинский, Кудымкарский, Юсьвинский, Чердынский, Соликамский, Усольский, Ильинский, Карагайский, Верещагинский, Очерский, Нытвенский, Краснокамский, Большесосновский, Оханский, Частинский, Осинский, Чайковский, Еловский административные районы), всю территорию Удмуртской Республики, небольшую часть северо-востока Республики Татарстан (Агрызский, Менделеевский, Елабужский, Мамадышский административные районы) и северо-западные районы Республики Башкортостан (Нефтекамский, Янаульский).

2.2. Рельеф

Формирование поверхности изучаемой территории связано с подъёмом морского дна в пермском периоде палеозойской эры, 250-299 миллионов лет тому назад, поднятием и последующим разрушением горноскладчатых образований Урала за счет их размыва (Стурман, 2009). Подъём территории, вызванный увеличением поверхности земной коры, определил её высоту над уровнем моря и общий равнинный характер поверхности (Тупотилова, 1965). Равнинный рельеф Русской равнины сформирован на устойчивом фундаменте древней Русской платформы, складчатое основание которой покрыто мощным (до 2-5 тыс. м) чехлом осадочных пород (Антипова, 2001).

На развитие рельефа сильное влияние оказали плейстоценовые оледенения и последующие за ними потепления четвертичного периода (Бутаков, 1981, 1986). Формирование многолетней мерзлоты влекло

за собой активизацию экзогенных процессов, таких как делювиальный смыв и солифлюкционный снос на склонах, развевание ветром незакрепленных растительностью песчаных отложений речных долин. Обильное поступление за счет этих процессов мелкоземистого материала в реки вело к активной аккумуляции специфического перигляциального аллювия. Рост ледниковых покровов и развитие солифлюкционных процессов в начальные фазы ледниковых эпох, характеризующихся холодным и влажным климатом, и последующая активизация делювиальных и эоловых процессов в поздние фазы оледенений на фоне очень холодного и сухого климата, привели к тому, что эоловые пески обычно залегают поверх делювиально-солифлюкционных суглинков (Стурман, 2009). Внешний облик водоразделов выражает состав горных пород: всхолмлённые водоразделы с плавными очертаниями соответствуют местам выхода песков, пласты устойчивых к размыву пород (известняков, доломитов, мергелей) создают столово-ступенчатые водоразделы, например, такие как достаточно протяженная Пудемско-Кионгопская куэстовая гряда (Бутаков, 1981, 1986; Удмуртская Республика, 2008).

В целом, ВКК представляет собой приподнятую часть Русской равнины, постепенно переходящую в возвышенности и кряжи Предуралья. В пределах края обычно выделяют северную часть Вятского увала, Верхнекамскую, Можгинскую и Сарапульскую возвышенности. Естественными границами между этими положительными орографическим элементами являются долины крупных и средних рек. В соответствии со специфическими формами рельефа ВКК можно разделить на три части – северную, центральную и южную (Илларионов, 2009).

Северная часть примыкает к Северным Увалам, отделяясь от них узкой полосой Лойно-Слободской низины, и в свою очередь подразделяется на три части, существенно отличающиеся друг от друга по своему орографическому строению: Бело-Холуницкую равнину, Верхнекамскую возвышенность и Предуральскую равнину. Бело-Холуницкая равнина соответствует водосбору бассейна р. Белая Холуница с абсолютными отметками 180-200 м н.у.м. с останцами около 240 м. Поверхность равнины осложняют мелкие холмы, соответствующие местам выхода на дневную поверхность песчаников и конгломератов верхнепермского и нижнетриасового возраста и представляющие собой типичные пуги.

Морфологический облик Верхнекамской возвышенности определяется строением четырех орогидрографических блоков: Черно-Холуницкой гряды, Верхнекамской гряды, Кулиго-Чуртанского Увала и Кулиго-Пудемской гряды. Абсолютные отметки этой возвышенности колеблются в пределах от 230 до 330 м с наивысшей отметкой 339 м н.у.м. К ней с юго-запада примыкают Вятские увалы, а с северо-востока – Вятско-Пермские увалы (География…, 1992; Кузницын, 1997). Продолжением Верхнекамской возвышенности является Оханская возвышенность с сильно пересечённым рельефом, которая расположена в восточной части ВКК. Средние абсолютные высоты этой возвышенности составляют 220-240 м, наивысшая отметка находится на высоте 327 м.

Предуральская равнина располагается между Кулиго-Чуртанским Увалом и кряжами Предуралья. Она начинается на широте г. Пермь и упирается в восточную часть Северных Увалов. В орографическом отношении равнина неоднородна. В ее пределах с запада на восток выделяются Кудымкарская равнина, Велвинская возвышенность и Соликамская низменность.

Центральная часть ВКК располагается между Кулиго-Пудемской грядой и Центрально-Удмуртской низиной. В ее пределах выделяют: Чепецкую низину, расположенную широтно между Кулиго-Пудемской грядой и Красногорской возвышенностью, Красногорскую возвышенность, расположенную параллельно Чепецкой низине от нижнего течения р. Лозы до истоков Быстрицы, Вятский Увал, меридионально направленный на расстоянии 300 км от г. Казань до г. Киров, Кильмезскую низменность, разделяющую Красногорскую возвышенность от западной части Лысьво-Тыловайской возвышенности, и Лысьво-Тыловайскую возвышенность, диагонально пересекающую всю территорию ВКК от долины Вятки до долины Камы на протяжении почти 450 км, к южному склону которой на протяжении всего Вятско-Камского междуречья примыкает узкая Центрально-Удмуртская низина шириной 20-30 км.

Южная часть ВКК включает в себя две возвышенности – Можгинскую (с наивысшей отметкой 262 м н.у.м.) и Сарапульскую (248 м), располагающиеся южнее Центрально-Удмуртской низины и отделяющиеся друг от друга долиной р. Иж. С юга возвышенности отграничены долинами рек Кама и Вятка. В пойме последней отмечены наибо-

лее низкие отметки в рельефе ВКК – 56 м н.у.м. (Тупотилова, 1965; Удмуртская Республика, 2008; Илларионов, 2009).

2.3. Климат

Климат на территории ВКК характеризуется как умеренно континентальный с продолжительной холодной и многоснежной зимой, тёплым летом и хорошо выраженными переходными сезонами – весной и осенью. Близость к Северному Ледовитому океану и отсутствие с северной стороны барьеров для проникновения полярных воздушных масс обуславливают возможность вторжений холодного воздуха, в результате чего зимой случаются сильные морозы, а в летние месяцы – заморозки и резкие похолодания. Большую роль в формировании климата играют Уральские горы, которые задерживают влажные массы воздуха, приходящие с Атлантического океана (Френкель, 1997).

Средняя годовая температура воздуха положительная и составляет 1,2-3,1°С. В северной части ВКК средняя январская температура составляет -16°С, в центральной части – -15°С, в южной – -13,1°С. В июле температура воздуха с севера на юг изменяется в пределах от +17,0 до +19,4°С (География …, 1992; Френкель, 1997; Удмуртская Республика, 2008; Переведенцев и др., 2009). Абсолютный минимум температуры зимой в южной части зарегистрирован на отметке -50°С, в северной части – -54°С, абсолютный максимум в летние месяцы составляет +31 – +34°С на севере ВКК, +38 – +40°С – на юге (Смоляков, 1947; География …, 1992; Френкель, 1997; Удмуртская Республика, 2008). Под влиянием Атлантического океана январские изотермы направлены с северо-запада на юго-восток, поэтому самым холодным районом оказывается северо-восточный, а самым тёплым – юго-западный. В северной половине ВКК весна начинается в среднем 29 марта, в центральной части – 25-26 марта, в южной половине – 22-23 марта. Продолжительность вегетационного периода в центральной части составляет 160-170 дней, к северу уменьшается. Период вегетации заканчивается 1-3 октября на севере и 5-7 октября на юге (География …, 1992; Френкель, 1997; Удмуртская Республика, 2008).

Чередование прохождения циклонов и антициклонов влечёт за собой частую смену направлений ветра. В среднем за год, а также зимой преобладают юго-западные ветры, летом – северо-западные. Средняя годовая скорость ветра 3-6 м/с. Штили редки, в среднем 6-13 дней в году. Временами возникают сильные ветры со скоростью более

15 м/с (Смоляков, 1947; Френкель, 1997; Удмуртская Республика, 2008).

Увлажнение территории ВКК происходит в основном за счёт циклонов, несущих влажный воздух с Атлантики. Осадков выпадает в среднем 540-680 мм/год, 60-70% из них приходится на тёплое время. Устойчивый снежный покров в северной части региона образуется в конце третьей декады октября, в южной – в конце первой или начале второй декады ноября. Высота снежного покрова на севере ВКК в среднем составляет до 100 см, на юге – 50-60 см. Средняя продолжительность залегания снежного покрова 160-165 дней на юге и 180-190 – на севере. Оттаивание почвы весной на большей части территории происходит в конце третьей декады апреля, на севере – в начале мая (Френкель, 1997; Рысин, 1998; Удмуртская Республика, 2008; Шанталинский, Шерстюков, 2009).

2.4. Почвы

Природные факторы почвообразования – климат, растительность, рельеф и почвообразующие породы – обуславливают развитие на территории ВКК трёх почвообразовательных процессов: подзолистого, дернового и болотного (Шендриков, 1947; Берг, 1955; Удмуртская Республика, 2008). Сформировавшиеся на территории региона типы почв отражают общую зональность, сменяя друг друга с севера на юг в зависимости от изменения характера растительности. Так, на севере ВКК большее распространение имеют подзолистые почвы, в центральной части преобладают дерново-подзолистые, на юге характерными почвами являются серые лесные оподзоленные (Кузнецов, 1994).

Почвы подзолистого ряда сформировались под хвойными и хвойно-лиственными лесами на эоловых песках и покровных суглинках. Они характеризуются различным механическим составом. В регионе встречаются как суглинистые и тяжелосуглинистые подзолистые почвы, так и песчаные и супесчаные. Подзолистые почвы подразделяются на несколько подтипов, главными из которых являются подзолы, типичные подзолистые и дерново-подзолистые. Первые из них формируются под сомкнутым темнохвойным лесом при полном отсутствии травянистой растительности. Такие почвы имеют ограниченное распространение на севере рассматриваемого региона (Прокашев и др., 2003). Типичные подзолистые почвы имеют широкое рас-

пространение на территории ВКК и вследствие сильнокислой реакции среды и малого содержания доступных форм элементов минерального питания для земледелия интереса не представляют, поэтому практически полностью находятся под хвойными лесами. Дерново-подзолистые почвы, сформировавшиеся в центральных и южных районах ВКК под хвойно-лиственными лесами на покровных бескарбонатных отложениях в результате сочетания подзолистого и дернового процессов, имеют хорошо выраженный гумусовый горизонт, под которым залегает подзолистый горизонт как следствие развития хвойной растительности (Рысин, 2009). Эти почвы находят широкое применение в сельском хозяйстве.

Серые лесные оподзоленные почвы распространены преимущественно в южной части ВКК. Они сформировались на покровных бескарбонатных суглинках и глинах под широколиственными и хвойно-широколиственными лесами и лугово-травянистой растительностью. Залегают в основном на пологих северных склонах или на шлейфах склонов любой экспозиции, где близко к поверхности подходят грунтовые воды. Эти почвы обладают высоким потенциальным плодородием, вследствие чего характеризуются высокой степенью распаханности (Рысин, 2009).

Дерново-карбонатные почвы сформировались в местах выхода на поверхность пермских карбонатных пород, поэтому залегают только на повышенных элементах рельефа, в основном по южным склонам увалов (Рысин, 2009). Их формирование мало зависит от состава растительности, т.к. дерновый процесс развивается на карбонатных породах под любой растительностью, в т.ч. и под хвойным лесом. Эти почвы отличаются тёмно-бурым цветом перегнойного горизонта и карбонатными включениями в нижних слоях почвенного профиля. Чаще встречаются в южной части территории ВКК. Обладая высокими агрономическими свойствами, дерново-карбонатные почвы почти повсеместно распаханы.

В условиях повышенного увлажнения при близком залегании жестких грунтовых вод сформировались дерново-глеевые почвы, распространенные на пониженных участках увалов, по поймам и широким днищам балок. Эти почвы имеют хорошо выраженный относительно мощный гумусовый горизонт, который формируется вследствие высокого содержания кальция в почвообразующих породах, препятствующего развитию процесса подзолообразования. Дерново-

глеевые почвы обладают высоким потенциальным плодородием, однако из-за высокой влажности они освоены на незначительной площади (Кузнецов, 1994; Рысин, 2009).

Преимущественно в северных, западных и центральных районах ВКК получили распространение болотные почвы, приуроченные к притеррасным поймам больших и малых рек, а также слабодренированным территориям с застойным режимом увлажнения. При формировании достаточно мощного торфяного горизонта такие почвы квалифицируются как торфяники и находят использование в народном хозяйстве.

В речных долинах под влиянием аккумулятивных процессов рек сформировались аллювиальные пойменные, или дерново-луговые почвы, чаще всего суглинистого и глинистого состава. Особенно большие их площади приурочены к поймам крупных и средних рек. Пойменные почвы развиваются под богатой лугово-травянистой растительностью, которая способствует формированию выраженного гумусового горизонта (Шендриков, 1947; География …, 1992; Кузнецов, 1994; Башкортостан, 1996; Ковриго, 2004; Удмуртская Республика, 2008).

2.5. Гидрография

Территория ВКК густо расчленена речными долинами. По особенностям строения выделяются 3 типа речных долин: крупных рек древнего заложения, средних рек с полным комплексом четвертичных (плейстоценовых) террас, малых рек. К первому типу относятся долины рек Кама и Вятка, ко второму – рек Чепца, Вала, Кильмезь, Сива, Иж, Кырыкмас и др. (Бутаков, 1986; Удмуртская Республика, 2008). Большинство водотоков имеет длину менее 10 км (ручьи), малых рек (длиной от 10 до 100 км) меньше, количество средних (от 100 до 500 км) и крупных (более 500 км) рек – 17 (Воробьев, 1947а; Кликашева, 1997; Овёснов, 1997; Удмуртская Республика, 2008).

Наиболее крупной рекой региона является р. Кама, берущая начало на Верхнекамской возвышенности, в северо-восточной части Удмуртской Республики, около д. Карпушата (севернее с. Кулига, Кезский район). Кама – крупнейший левобережный приток р. Волги. Её длина составляет 2032 км, площадь водосборного бассейна – 521700 км^2. Берега верхнего течения р. Кама низкие, заболоченные, с обилием озёр в пойме. В летний мелководный период преобладают глубины 1-1,5 м,

местами 5-6 м. Ширина реки варьирует от 80 до 250 м. В среднем и нижнем течении ширина русла изменяется от 500 до 1500 м, глубина на плесах достигает 3-8 м, на перекатах – 1,5-2,5 м (Рысин, 2009). Для получения гидроэнергии на Каме в 1954-1981 гг. построены три гидроэлектростанции, в результате чего сформировался каскад камских водохранилищ, включающий Верхнекамское (площадь водного зеркала 1910 км^2), Воткинское (1120 км^2) и Нижнекамское (2580 км^2) водохранилища (Антипова, 2001; Рысин, 2009). После строительства водохранилищ сток Средней Камы оказался зарегулированным, что вызвало подъем уровня воды в притоках, впадающих в Каму выше плотин, и затоплению пойм, следствием чего явилось изменение уровня грунтовых вод в зонах, примыкающих к водохранилищам. Последнее привело к подтоплению и заболачиванию низких берегов водохранилищ (Овеснов, 1997).

Кама судоходна, имеет важное транспортное значение, интенсивно используется для лесосплава в плотах, рыбного промысла, хозяйственно-питьевого и производственного водоснабжения, а также в рекреационных целях. Вода в Каме в фоновом створе выше г. Сарапула, по данным Минприроды УР (О состоянии…, 2009), относится к классу очень загрязненных вод с превышением значений ПДК по многим параметрам, оставаясь такой в пределах всего ВКК. Крупнейшим правым притоком р. Кама является р. Вятка. К правобережным притокам Камы также относятся реки Сива, Иж, Тойма, Большая Сарапулка, Малая Сарапулка.

Река Вятка является вторым по величине водотоком на территории ВКК. Она берет начало в 1 км к северо-западу от д. Перелом Ярского района Удмуртской Республики. Длина реки составляет 1370 км, площадь водосборного бассейна 129000 км^2. Главными левобережными притоками р. Вятка на территории края являются реки Чепца, Быстрица, Воя, Кильмезь, Люга, Умяк (Кликашева, 1997; Рысин, 2009).

Распределение речной сети в регионе неравномерное. Наибольшей густотой (0,8-1,0 км/км^2) характеризуются верхние звенья речной сети. Проявляется и зональное увеличение густоты речной сети с юга (0,11-0,20 км/км^2) на север (0,60-0,70 км/км^2). Реки питаются дождевыми, талыми и подземными водами, с преимущественно снеговым питанием: четко проявляются весеннее половодье, летние и осенние дождевые паводки, летняя и зимняя межень (Рысин, 1995, 2009; Кли-

кашева, 1997). Основной фазой является весеннее половодье, которое на всех реках начинается обычно в середине апреля и продолжается от 10 до 50 дней. Ледостав на реках длится 155-170 дней. Средняя продолжительность ледохода на крупных реках составляет от 3 до 7 дней, на малых – 1-4 дня (Кликашева, 1997; Гареев, 2001; Удмуртская Республика, 2008).

Находясь в зоне достаточного или избыточного увлажнения, большинство рек характеризуется значительной величиной стока. Модуль стока колеблется в пределах от 7-9,5 л/сек с 1 км^2 в северных районах края до 5-6 л/сек с 1 км^2 – в южных. По гидрохимическому составу реки относятся к группе кальциевых вод с малой минерализацией, степень которой колеблется от 200 до 500 мг/л (Кликашева, 1997; Удмуртская Республика, 2008).

На территории края имеются крупные заводские пруды-водохранилища, которые были построены в 1759-1767 гг. для промышленных целей, а большинство других прудов сооружено в разное время для рыборазведения, хозяйственно-бытового водоснабжения, орошения, а также в противоэрозионных и рекреационных целях. К крупным прудам-водохранилищам относятся Ижевский, площадью 2180 га, Воткинский пруд – 1880 га, Камбарский – 410 га, Пудемский – 340 га, Большой Кирсинский – 390 га, Омутнинский – 842 га, Бело-Холуницкий – 1500 га, Нытвинский – 800 га и др. (Соловьев, 1997; Государственный доклад …, 2000; Удмуртская Республика, 2008). На территории Удмуртской Республики имеется крупное рыбоводческое хозяйство СГУП «Рыбхоз «Пихтовка», включающий систему каналов и прудов разного размера и предназначения с общей площадью водного зеркала более 600 га (Крылов, 2004).

Озера на территории ВКК представлены преимущественно в долинах рек. Большинство старичных озёр неглубокие (1,5-2,5 м), серповидной или петлеобразной формы, соединяющиеся иногда между собой и руслом реки протокой. Наиболее крупные озёра встречаются в долинах рек Кама и Вятка. Их питание осуществляется в периоды половодья и паводков, некоторые питаются за счёт грунтовых вод. Со временем озёра мелеют, зарастают влаголюбивыми растениями и превращаются в болота (Кузьминых, 1972; Соловьев, 1997; Гареев, 2001; Удмуртская Республика, 2008; Рысин, 2009).

Болота на территории Вятско-Камского края распространены достаточно широко. Встречаются все типы болот: низинные (являются

преобладающими), верховые, переходные и смешанные. Значительные по площади низинные болота встречаются в поймах рек Иж, Чепца, Кильмезь, Вала. Верховые и переходные болота встречаются спорадически в тех районах, где развиты мощные песчаные отложения, например, в междуречьях рек Кильмезь и Лумпун, на террасах рек Кама и Сива, в верховьях р. Вятка (Кузьминых, 1972; Уланов, Журавлева, 1997; Удмуртская Республика, 2008).

Край богат также и подземными водами. ВКК входит в Вятско-Камский артезианский бассейн, и на его территории встречаются все типы подземных вод: почвенные, грунтовые, межпластовые безнапорные, межпластовые напорные (артезианские) и жильные, которые группируются в три зоны – активного, затрудненного и сильно затрудненного водообмена. Зона активного водообмена, содержащая пресные гидрокарбонатные воды, имеет мощность от 50 до 250 м и обычно расположена выше регионального базиса эрозии. Воды этой зоны являются основным источником водоснабжения. Ниже современного базиса эрозии залегают солоноватые и соленые воды с минерализацией 1-35 г/дм^2, которые относятся к зоне затрудненного водообмена. По химическому составу они гидрокарбонатно-сульфатные, сульфатные, хлоридно-сульфатные и хлоридные. Мощность зоны изменяется от нескольких десятков до нескольких сотен метров. Ниже безводных толщ гипсово-ангидритовых и галогенных пород кунгурского яруса нижней перми располагается зона сильно затрудненного водообмена, представленная хлоридными рассолами с минерализацией до 250-325 г/дм^2. Ее мощность в пределах Волго-Камского артезианского бассейна достигает 2500 м (Русских, 1997; Удмуртская Республика, 2008; Рысин, 2009).

2.6. Растительный покров

История становления растительного покрова в регионе связана с событиями последних геологических эпох. Наиболее значительным из них является плейстоценовое похолодание и обусловленное им развитие покровного оледенения на севере Европы, что повлекло за собой существенную перестройку существовавших ранее растительных сообществ, сопровождавшуюся миграциями отдельных флористических элементов (Геологическое прошлое, 1997). В эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24-18 тыс. лет назад), которое характеризуется наиболее суровым климатом во время плейстоцена

(Маркова и др., 2002), на территории ВКК формируются своеобразные структурные единицы растительного покрова, не имеющие аналогов в современной растительности. Ландшафты региона напоминали своеобразную перигляциальную тундро-лесостепь, в которой могли существовать только сообщества тундр, холодных степей и лесостепей с господством злаков, осок, полыней, эфедры, плауновых, маревых, вересковых, кустарниковых форм березы, ивы. Они же первыми развивались на территориях, которые освобождались ото льда. Наряду с этим, существовали «островки» сосново-березовых лесов с участием лиственницы, ели, ольхи (Маркова и др., 2002; Эволюция экосистем…, 2008). В плейстоцене на территорию ВКК проникли многие северные виды, некоторые из них сохранились до настоящего времени, составляя группу плейстоценовых реликтов, встречающихся на низинных и переходных болотах: *Petasites frigidus*, *Phleum alpinum*, *Betula humilis*, *B. nana, Cypripedium guttatum*, *Ligularia sibirica*, *Equisetum scirpoides* и др.

Наступившее в позднеледниковье около 17 тыс. лет назад потепление климата привело к восстановлению на территории ВКК лесной растительности с весомым участием ели. Доминирующими становятся перигляциальные еловые и сосново-березовые леса с примесью карликовой березки. Продолжали играть заметную роль в растительном покрове тундровые и степные сообщества, а также перигляциальные лесостепи, о чем свидетельствует анализ споро-пыльцевых спектров разрезов с территории Кировской области (Пахомов и др., 2003; Прокашев и др., 2003). В раннем голоцене (около 10,2–8 тыс. лет назад) наступает очень быстрое и сильное потепление, что способствует дальнейшему восстановлению лесной растительности. К этому времени приурочено формирование современной растительной зональности на Европейском континенте. В послеледниковье на большей части территории Европы, в том числе и в рассматриваемом регионе, вновь широко распространяются березовые леса, участие сосны в палеофитоценозах заметно сокращается. Быстро распространяются также другие относительно холодоустойчивые древесные породы – ель, пихта, осина, образуя сомкнутые леса, в которых уже не было подходящих условий для существования тундровых светолюбивых растений, и они быстро исчезают. Ландшафты ВКК в раннеголоценовое время были представлены в основном сосново-елово-березовыми лесами с незначительным участием широколиственных пород (липа, вяз, лещина, клен), а в юж-

ной части региона – сосново-широколиственными лесами в сочетании со злаково-полынными и полынно-маревыми степями (Эволюция экосистем…, 2008).

По мере дальнейшего смягчения климата, в атлантический период голоцена (около 8–5 тыс. лет назад), появляются и массово распространяются широколиственные породы – дуб, вяз, клен, лещина, а затем и ольха. Это было время климатического оптимума, когда среднегодовые температуры были выше современных на 2,5-4° С (Зубаков, Борзенкова, 1983). В связи с повышением температуры зона типичных тундр в Восточной Европе практически исчезла, а зона лесотундры продвинулась к северу не менее чем на 200-300 км (Зубаков, 1986). Вероятно, именно в этот период на территорию ВКК проникают теплолюбивые виды растений, в том числе водные и прибрежно-водные, встречающиеся в настоящее время преимущественно в южной половине региона: *Salvinia natans, Ranunculus polyphyllus, Eupatorium cannabinum* и др. Наступившее затем некоторое иссушение климата вызвало продвижение на север степных экосистем, а вместе с ними и видов, свойственных открытым сухим местообитаниям: *Oxytropis pilosa*, *Anemone sylvestris*, *Phleum phleoides*, *Filipendula vulgaris* и др. Эти виды представляют в настоящее время группу организмов, проникших на территорию региона в ксеротермический период голоцена, имея преимущественное распространение в южной части ВКК.

Таким образом, эволюция экосистем в течение последних геологических эпох привела к формированию на территории ВКК лесного типа растительности. Лесная зона умеренного климата подразделяется на две подзоны – таежную и смешанных лесов (Берг, 1955). Первая отличается господством хвойных лесов из ели, лиственницы, пихты. Второстепенное значение имеют лиственные породы – береза, осина, ольха. В пределах таежной зоны широко распространены болота. В смешанных лесах к хвойным присоединяются широколиственные породы – липа, дуб, клен, вяз, лещина. Количество сфагновых болот здесь меньше и на юге они почти исчезают.

В соответствии с ботанико-географическим делением (Растительность…, 1980) территория ВКК находится в пределах Камско-Печерско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таёжной провинции, относящейся к Евроазиатской таёжной хвойнолесной области. Северная часть региона до линии Опарино – Мураши – Нагорск – Кирс – Бисерово – Юрла – Соликамск входит в подзону

средней тайги. В пределах этой подзоны по ровным водоразделам и пологим склонам на влажных суглинистых оподзоленных почвах произрастают зональные среднетаёжные пихтово-еловые черничные леса. Они характеризуются простым строением древостоя, развит ярус трав и кустарничков. Частично эти леса вырублены и замещены березняками и осинниками (Зубарева, 1997; Овёснов, 1997). Южнее указанной линии распространена подзона южной тайги, которая еще южнее, примерно по линии Тужа – Советск – Нолинск – Селты – Гуляево – Бабино – Воткинск сменяется подзоной широколиственно-хвойных лесов лесной зоны. Таким образом, по территории края проходят границы двух растительных подзон и одной зоны: средней тайги, южной тайги и подтаежных лесов, причем большая часть региона занята темнохвойными лесами (Растительность …, 1980; Зубарева, 1997; Удмуртская Республика, 2008). В южной части ВКК, в долинах рек Камы и Вятки и их притоков встречаются пойменные дубравы, тогда как плакорные дубравы вырублены почти на всей территории края. В поймах рек широко распространены ивняки и ольшаники из *Salix alba, S. pentandra, S. triandra, S dasyclados, S. viminalis, S. cinerea, Alnus glutinosa, A. incana*. На почвах легкого механического состава произрастают интразональные сосновые леса. Их наибольшие массивы сосредоточены в бассейнах рек Кильмезь и Иж, на левобережье р. Камы в среднем течении.

Залесенность территории ВКК неравномерна. Показатель лесистости в северной и центральной части края составляет более 60%, в южной – 6-16% (Воробьев, 1947б; Зубарева, 1997; Туганаев, 1997). Особенно резко этот показатель снизился с началом сельскохозяйственного освоения рассматриваемой территории, около 2,5-3 тыс. лет назад (Туганаев, Туганаев, 2007), когда в преобразовании ландшафта начинает стремительно усиливаться роль человека, который с помощью топора и огня создавал площади под посевы, а также сенокосы и пастбища. С середины 18 в. сокращение лесных массивов было связано с развитием промышленности и строительством заводов и фабрик, работающих на древесном угле. С этого времени в структуре древостоя все более повышается роль вторичных пород – березы и осины, а доля дуба и лиственницы постепенно сокращается. Осуществляемые в течение длительного времени выпас животных и вырубка лесов привели к образованию на значительной части территории ВКК безлесных и малооблесенных территорий.

На территории края широко распространены луговые сообщества, которые представлены в основном пойменными и материковыми лугами вторичного происхождения (География …, 1992; Удмуртская Республика, 2008). Наибольшие площади лугов имеются в центральных и южных густонаселённых районах, наименьшие – в северных. В южной части ВКК на высоких гривах центральной поймы р. Кама, а также по южным склонам ее долины встречаются остепнённые травостои с ковылём и другими степными и лесостепными видами (Марков, 1947).

В связи с развитой гидрологической сетью на территории края широкое распространение имеет водная и прибрежно-водная растительность. В пределах рассматриваемого района известно произрастание около 300 видов макрофитов (Капитонова, 2006б, 2010). Наибольшим разнообразием водной флоры и растительности отличаются искусственные водоемы – камские водохранилища (Артеменко, 1977), заводские пруды (Варфоломеева, 1976, 1977; Баранова и др., 2002; Капитонова, 2006а; Лихачева, 2007), рыбохозяйственные пруды (Шалавина, Капитонова, 2009, 2011), а также пойменные озера, крупные и средние реки. К наиболее широко распространенным в ВКК сообществам макрофитов следует отнести рдестовые с участием *Potamogeton lucens*, *P. berchtoldii*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus* и других видов рдестов (Капитонова, 2009), рогозовые с доминированием *Typha angustifolia* и *T. latifolia* (Капитонова, Дюкина, 2009), кубышковые (*Nuphar lutea*), рясковые (*Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrhiza*), осоковые (*Carex acuta, C. vesicaria* и др.).

Масштабная антропогенная трансформация ландшафтов ВКК создает предпосылки для широкого распространения в регионе адвентивных видов растений. Регион имеет удобное экономико-географическое положение: наличие двух крупных судоходных рек – Камы и Вятки, пересечение региона на севере и юге в широтном направлении двумя железнодорожными ветками с крупными транспортными узлами, густая сеть магистральных автодорог благоприятствуют экономическим связям с другими регионами страны. Эти же условия, а также высокая степень антропогенного преобразования территории ВКК создают благоприятные условия для проникновения на рассматриваемую территорию чужеродных растений. Состав адвентивной фракции региональной флоры в целом изучен достаточно хорошо (Туганаев, Пузырев, 1988; Конспект ..., 1992; Сосудистые ..., 2000; Тара-

сова, 2007). В этом отношении особенно выделяется территория Удмуртской Республики, где на начало текущего столетия отмечено произрастание 942 видов адвентивных растений (Пузырев, 2006). Подавляющее большинство чужеродных видов в регионе представлено наземными растениями. Видов, произрастающих в составе растительности водоемов и водотоков, относительно немного: по нашим оценкам на территории ВКК их насчитывается 22 вида (Капитонова, 2011).

В целом, растительный покров ВКК изучен достаточно хорошо, что нашло отражение в соответствующих современных сводках по флоре и растительности региона (Конспект..., 1992; Овеснов, 1997; Полозов, 1997; Сосудистые..., 2000; Баранова, 2002; Иллюстрированный..., 2007; Тарасова, 2007).

ГЛАВА 3. МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Методы полевых и лабораторных исследований

Исследования проводились в течение вегетационных сезонов 2003-2010 гг. на территории Удмуртской Республики и прилегающих районов Пермского края, Кировской области, Республик Башкортостан и Татарстан в пределах Вятско-Камского края.

3.1.1. Методы геоботанических исследований

При исследованиях основными методами были полевые с использованием общепринятых геоботанических методик. Пробные площадки закладывались в зарослях рогозов и описывались по стандартным схемам геоботанического описания (Жадин, 1960; Понятовская, 1964; Программа и методика …, 1974; Полевая геоботаника, 1976; Федорук, 1976). Площадь пробной площадки рассчитывалась из площади описываемого сообщества. Некоторые авторы, в частности, Т.К. Лепилова (1934), В.М. Катанская (1981) и др. рекомендуют использовать площадки площадью в 100 $м^2$, однако на практике не всегда удается следовать этим рекомендациям, поскольку площадь описываемого сообщества может быть меньше. В связи с этим, мы пользовались рекомендациями В.Г. Папченкова (2001), А.А. Боброва и Е.В. Чемерис (2003), которые используют более мелкие площадки описания в 4-10 $м^2$.

На пробных площадках отмечался видовой состав сосудистых растений, общее проективное покрытие, фенофаза и обилие-покрытие отмеченных видов по шкале Браун-Бланке (Шмитхюзен, 1966; Александрова, 1969). На живых растениях рогозов, произрастающих в пределах площадки описания, измеряли следующие морфологические параметры (в скобках указаны их обозначения):

1. Высота репродуктивного побега, м (H),
2. Количество развитых листьев, шт (n),
3. Максимальная ширина листовой пластинки срединного листа, мм (s),
4. Длина пестичной части соцветия, см (L_f),
5. Диаметр пестичной части соцветия, мм (d_f),
6. Длина тычиночной части соцветия, см (L_m),
7. Диаметр тычиночной части соцветия, мм (d_m),

8. Расстояние между пестичной и тычиночной частями соцветия, мм (r).

3.1.2. Метод учёта биомассы

Надземная биомасса изучаемых видов определялась методом укосов модельных растений на пробных площадках (Папченков, 1985, 2003а) с проективным покрытием рогозов 61-90%. Для этого на площади 0,25 м^2 (0,5×0,5 м) измерялась высота всех генеративных и вегетативных побегов, подсчитывалось количество листьев. При этом растения делились на классы высот. С площадки у самого дна срезались по 2-3 побега рогозов каждого класса высот, после чего каждый срезанный побег взвешивался отдельно с точность до 0,01 г на технических весах ВЛКТ-500 в лаборатории почвенной экологии Удмуртского госуниверситета. Затем рассчитывался средний удельный вес побегов каждого класса высот (в г/см), что давало возможность по данным о количестве побегов на учётной площадке рассчитать сырую надземную биомассу на 1 м^2.

До воздушно-сухого состояния растения доводились на воздухе в тени, затем измельчались. Путём взвешивания с точностью до 0,01 г, определялся воздушно-сухой вес фитомассы рогозов. Из полученной таким образом пробы бралась навеска, масса которой определялась на аналитических весах с той же точностью. Навески высушивались в сушильном шкафу до абсолютно-сухого состояния при температуре 105°С (Папченков, 2003а). После каждого этапа сушки вычислялся удельный вес 1 см побега, затем производился пересчёт надземной биомассы рогозов на 1 м^2.

3.1.3. Метод учёта ассимиляционной поверхности

Расчет площади ассимиляционной поверхности рогозов проводился на распределяемых по классам высот (высокие, средние, низкие) модельных побегах на площади 0,25 м^2. Для этого на живых растениях измерялись высота, диметр верхней и нижней (надводной) частей стебля генеративных и вегетативных побегов, длина, количество листьев и ширина листовой пластинки в средней части. Вариабельность ассимиляционной поверхности растений рассчитывалась для зарослей с классом проективного покрытия 61-90%.

Для расчета ассимиляционной поверхности стебля была использована формула (1):

$$S_{стебель} = 2\pi \frac{R1 + R2}{2} l \qquad (1)$$

где $S_{стебель}$ – площадь ассимиляционной поверхности стебля, π=3,14, R1 – радиус верхней части побега, R2 – радиус нижней (надводной) части побега, l – длина надводной части побега.

Формула для расчета ассимиляционной поверхности листьев имеет следующий вид (2):

$$S_{лист} = 2a_1 hnК \qquad (2)$$

где $S_{лист}$ – площадь ассимиляционной поверхности листа, a_1 – ширина средней части листа, h – длина листа, n – количество листьев на одном вегетативном или репродуктивном побеге, коэффициент 2 вводится, т.к. листья рогозов расположены вертикально и в процессе фотосинтеза принимает участие как адаксиальная, так и абаксиальная поверхности листовой пластинки, К – поправочный коэффициент, рассчитанный весовым методом (Васильева, Кириллова, 1968; Федорова, Никольская, 2000). Для *Typha latifolia* он составляет К=0,63, *T. intermedia* – К=0,56, *T. shuttleworthii* – К=0,64, *T. incana* – К=0,58, *T. angustifolia* – К=0,61, *T. laxmannii* – К=0,53, *T.* × *glauca* – К=0,67, *T.* × *smirnovii* – К=0,65. Для *T. elata* и *T. elatior* коэффициент не рассчитывался.

Расчет ассимиляционной поверхности одного модельного растения производился по формуле (3):

$$S_m = S_{стебель} + S_{лист} \qquad (3)$$

Далее полученное значение пересчитывали с учётом числа вегетативных и генеративных побегов на 1 м^2 (Дюкина, 2008б).

<u>3.1.4. Метод отбора проб пыльцы и определение ее фертильности</u>

Изучение биоиндикационных возможностей рогозов проводили на примере двух наиболее распространённых в ВКК видов: *Typha latifolia* и *T. angustifolia*. Для этого был использован пыльцевой метод. Пыльца собиралась в течение июня-июля 2008 г. с участков, условно поделенных на загрязнённые (прилегающие к автомобильным и железнодорожным путям) и фоновые (находящиеся в 3 км и более от

выше перечисленных и сельскохозяйственных объектов). В отдельные пакеты складывались тычиночные части соцветий и в этот же день анализировались в лаборатории (Паушева, 1988).

В основе метода определения фертильности пыльцы лежит визуальная оценка количества крахмала при помощи йодной реакции. Фертильные пыльцевые зерна отличаются от стерильных по содержанию крахмала: обычно фертильное пыльцевое зерно полностью заполнено содержимым, а стерильное не имеет его совсем или содержит следы. Для определения фертильности пыльцы зрелые пыльники вскрывали двумя препаровальными иглами на предметном стекле, смачивали 5%-ным йодным раствором и, удалив лишние ткани, накрывали покровным стеклом. Подготовленные таким образом препараты рассматривали под микроскопом МИКРОМЕД 1 (XS-810). Фертильные пыльцевые зерна отличаются по темно-фиолетовому или почти черному цвету. Стерильные пыльцевые зерна остаются неокрашенными или слабо окрашиваются указанным раствором. Неокрашенными оказываются и оболочки пыльцевых зерен.

3.2. Камеральная обработка материала

Камеральная работа включала в себя обработку геоботанических описаний, определение растений (Маевский, 1964, 2006; Ефимова, 1972; Леонова, 1979; Лисицына и др., 1993; Мавродиев, 1999; Лисицына, Папченков, 2000) с использованием бинокулярной лупы МБС-9, оформление гербария (Лисицына, 2003), составление карт распространения рогозов на территории ВКК.

Для изучения зависимости структурно-функциональных параметров рогозов от действия экологических факторов все геоботанические описания были разделены на следующие группы:

1) по гранулометрическому составу субстрата (Кузнецов, 1994; Морфологическая …, 1997):

– ил (мелкодисперсный ил, грубодетритный ил) с преобладанием илистых частиц диаметром менее 0,001 мм, а также коллоидов (диаметр <0,0001 мм);

– глина (глина, суглинок) с преобладанием пылеватых фракций от 0,01 до 0,001 мм;

– песок (песок, супесь) – на 80-90% состоит из фракций физического песка с диаметром частиц 0,05-1,0 мм.

2) по глубине воды:

– 0-0,05 м (в эту группу были отнесены биотопы с глубинами до 5 см, включая переувлажнённые участки);

– 0,05-0,2 м;

– от 0,2 м и более.

3) по характеру трансформированности местообитания согласно классификациям А.Н. Красновой (1999), А.И. Кузьмичёва и А.Н. Красновой (2001) и В.В. Чепиноги (2003) выделено 3 класса местообитаний:

1. Естественные экотопы:
   1.1. Ручьи, малые реки.
   1.2. Старицы.
   1.3. Лесные озёра.
   1.4. Мочажины болот.
2. Антропогенно трансформированные экотопы:
   2.1. Нарушенные русла рек.
   2.2. Мелководья водохранилищ.
   2.3. Запруженные реки.
   2.4. Трансформированные болота.
3. Искусственные экотопы:
   3.1. Копани.
   3.2. Обводнённые карьеры.
   3.3. Эфемерные водоёмы (лужи вдоль дорог).
   3.4. Каналы.

В пределах каждого гидроморфного мезоэкотопа выделяли микроэкотопы с привязкой к типу донного грунта и глубине (табл. 1).

3.3. Методы статистического анализа

По результатам всех видов анализа проведён стандартный статистический анализ (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 1992) с использованием персонального компьютера IBM PC. Компьютерная база данных составлена в табличном процессоре Microsoft ® EXCEL 2003. Статистическая обработка данных проводилась с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 ® for Windows, при этом вычисляли основные статистические характеристики: среднюю величину и ошибку средней (M±m), крайние значения изучаемых параметров (Lim

(min-max)), среднее квадратичное отклонение (σ). Вариабельность признаков определялась с помощью коэффициента вариации (CV).

Таблица 1. Сводная таблица мезо- и микроэкотопов

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил	■	■		■	■	■	■	■	■			
	Глина	■	■			■	■	■			■	■	
	Песок	■				■	■	■			■	■	
0,05-0,2	Ил		■		■	■	■	■		■			■
	Глина		■			■	■	■				■	
	Песок					■					■	■	
> 0,2	Ил	■	■	■		■	■	■		■			
	Глина					■	■	■			■	■	
	Песок										■	■	

Примечание: окрашенные ячейки указывают на наличие микроэкотопов в пределах исследованных мезоэкотопов на рассматриваемой территории.

Значимость различия между двумя выборочными средними оценивали с помощью критерия Стьюдента (t) при $p<0,05$. Значения,

удовлетворяющие указанному критерию, в приведенных таблицах и рисунках обозначены звездочкой (*). При анализе данных рассчитывали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (r_s), проводили однофакторный дисперсионный анализ. Проверку согласия наблюдаемых распределений с нормальным проводили с помощью статистики Колмогорова-Смирнова (Шитиков и др., 2005).

3.4. Материалы и объём

За весь период исследований общее количество геоботанических описаний рогозовых сообществ составило более 600, общее количество измерений линейных морфометрических параметров по изученным видам рогозов составило более 13 тысяч. Объём полученных в ходе исследований материалов представлен в табл. 2, 3.

Таблица 2. Количество измерений линейных морфометрических параметров рогозов

Виды	Исследованные параметры							
	H	n	s	L_f	d_f	L_m	d_m	r
T. latifolia	421	3772	1263	421	421	421	161	421
T. intermedia	57	387	171	57	57	57	23	57
T. shuttleworthii	57	437	171	57	57	57	57	-
T. incana	13	82	39	13	13	13	7	13
T. elata	-	-	-	-	-	-	-	-
T. angustifolia	143	971	429	143	143	143	29	143
T. elatior	-	-	-	-	-	-	-	-
T. laxmannii	13	74	39	13	13	13	-	13
T. × glauca	61	462	183	61	61	61	22	61
T. × smirnovii	37	271	111	37	37	37	12	37
Всего	**802**	**6456**	**2406**	**802**	**802**	**802**	**311**	**745**

Примечание: здесь и в последующих таблицах прочерк означает отсутствие данных.

С целью изучения надземной биомассы (B) рогозов и расчёта площади ассимиляционной поверхности (S) было взято 153 укоса модельных растений для класса проективного покрытия 61-90%. Количество материалов по каждому виду представлено в табл. 4.

Таблица 3. Общий объём полученных материалов

Виды	Количество исследованных ценопопуляций	Количество геоботанических описаний	Количество изученных побегов	Общее количество измерений
T. latifolia	290	371	488	7301
T. intermedia	32	40	57	866
T. shuttleworthii	1	4	15	893
T. incana	6	8	13	193
T. elata	5	-	-	-
T. angustifolia	108	132	143	2144
T. elatior	-	-	-	-
T. laxmanii	3	3	13	178
T. × glauca	22	23	61	972
T. × smirnovii	22	23	37	579
Всего	**484**	**604**	**827**	**13126**

Таблица 4. Количество укосов модельных растений для учета биомассы и ассимиляционной поверхности рогозов

Виды	Количество укосов
T. latifolia	58
T. intermedia	16
T. shuttleworthii	3
T. incana	3
T. elata	-
T. angustifolia	40
T. elatior	-
T. laxmanii	2
T. × glauca	16
T. × smirnovii	15
Всего	**153**

Таблица 5. Объём материалов по изучению фертильности пыльцы

Виды	Количество проб			Кол-во полей зрения
	Всего	Условно чистые место-обитания	Загрязнённые место-обитания	
T. latifolia	40	20	20	400
T. angustifolia	40	20	20	400
Всего	**80**	**40**	**40**	**800**

Изучено 80 проб пыльцы двух видов *Typha latifolia* и *T. angustifolia* (табл. 5). Каждый подготовленный препарат пыльцы рассматривали в 10 полях зрения микроскопа и рассчитывали средний процент фертильных зёрен.

Латинские названия растений приведены по С.К. Черепанову (1995). В некоторых случаях использовали более поздние обработки таксонов. За весь период исследований на территории ВКК собрано более 220 гербарных листов рогозов, в том числе: *Typha latifolia* – около 40, *T. intermedia* – более 20, *T. shuttleworthii* – 21, *T. incana* – более 20, *T. elata* – около 10, *T. angustifolia* – около 30, *T. elatior* – 1, *T. laxmanii* – 15, *T.* × *glauca* – около 30, *T.* × *smirnovii* – 33.

Изучены и проанализированы коллекции рогозов (более 380 образцов) из гербариев Удмуртского госуниверситета (UDU), Пермского госуниверситета (PERM), Московского госуниверситета (MW) (использован электронный ресурс (*Typhaceae* …, 2008)), Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW), Вологодского государственного педагогического университета, Карельского научного центра РАН (PTZ), Института экологии Волжского бассейна РАН (TLT).

Составлены карты распространения каждого вида рогозов по территории ВКК (см. прил. 2). Выполнено около 300 цифровых фотографий пыльцы рогозов, внешнего вида их побегов и зарослей. По результатам изучения морфологии составлен диагностический ключ для определения видов рода *Typha* L. обитающих на территории ВКК (см. главу 5).

ГЛАВА 4. РОД *TYPHA* L. В ВЯТСКО-КАМСКОМ КРАЕ

4.1. Систематическая структура рода *Typha* L. для территории ВКК

На территории ВКК до начала проведения целенаправленных работ по выявлению таксономического разнообразия семейства *Typhaceae* было известно о произрастании трёх видов рогозов: *T. latifolia*, *T. angustifolia*, *T. laxmannii*. Первые два вида указываются как обычные во всех региональных флористических сводках: в Удмуртии (Конспект…, 1992), Татарстане (Сосудистые…, 2000), Пермском крае (Овеснов, 1997), Кировской области (Тарасова, 2007), Башкортостане (Определитель …, 1988). Находки последнего вида относительно редки и отмечались для Республики Татарстан (Бакин, Ситников, 2005) и Пермского края (Овёснов, 1997). В настоящее время в результате целенаправленных исследований по выявлению таксономической структуры рода *Typha* Вятско-Камского края в регионе отмечено произрастание 10 видов рогозов, 2 из которых имеют гибридное происхождение (Капитонова, 1999, 2002, 2005; Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова, Дюкина, 2005, 2006, 2008; Капитонова и др., 2005). Принимая за основу систему рода, предложенную Е.В. Мавродиевым (1999) и Ю.Е. Алексеевым и Е.В. Мавродиевым (2000), система рода *Typha* для территории ВКК может быть представлена следующим образом:

Genus *Typha* L.

Sect. *Typha* L.:

1. *T. latifolia* L.
2. *T. intermedia* Schur
3. *T. shuttleworthii* Koch et Sonder
4. *T. incana* Kapitonova et Dyukina
5. *T. elata* Boreau

Sect. *Bracteolatae* Graebner:

6. *T. angustifolia* L.
7. *T. elatior* Boenn.

Sect. *Engleria* (Leonova) N. Tzvel.:

8. *T. laxmannii* Lepechin

Notosect. *Typhaolatae* E. Mavrodijev et Yu. Alekseev:

9. *T.* × *glauca* Godron.

Notosect. *Typheria* E. Mavrodiev:

10. *T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev

1. ***T. latifolia* L.** 1753, Sp. Pl.: 971; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 176; Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 8; Б. Федч. 1934, Фл. СССР, 1: 210; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; Casper, Krausch, 1980, in: Süβwasserflora in Mitteleuropa, 23: 95; C.D.K. Cook, 1980, Fl. Europ., 5: 276; Консп. фл. Удмуртии, 1992: 138; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 30; Краснова, 1999, Структура гидрофильной фл. ...: 168; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. водоемов России: 28; Сосуд. раст. Татарстана, 2000: 416; Баранова, 2002, Мест. фл. Удмуртии: 138; Илл. опр. раст. Перм. края, 2007: 79; Тарасова, 2007, Фл. Вятского края: 248; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 23 – **Р. широколистный**.

Является широко распространённым во внетропических областях северного полушария видом, лишь в странах средиземноморского бассейна он встречается нечасто (Мавродиев, 1999). Ареал вида захватывает Скандинавию, Европу (кроме арктических районов), Северную Америку, Китай и Японию. В Европейской части России и Сибири рогоз широколистный встречается во всех районах, на Дальнем Востоке считается заносным, в Средней Азии обитает на севере Арало-Каспийского и Прибалхашского районов, встречается также в горных районах (Федченко, 1934; Флора северо-востока европейской части СССР, 1974; Леонова, 1976; Краснова, 1999). В Вятско-Камском крае рогоз широколистный считается обычным видом и встречается повсеместно (Капитонова, 2005; Капитонова и др., 2005; Капитонова, Дюкина, 2005, 2006) (прил. 2, рис. 1).

2. ***T. intermedia* Schur** 1851, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. II: 206; Мавродиев, 2006 в: Маевский, Фл. сред. полосы евр. ч. России: 51; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 22. – T. latifolia var. ambigua Sond., Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 9 – **Р. промежуточный**.

T. intermedia впервые указан для территории России (юго-восток Восточной Европы и Кавказ) Е.В. Мавродиевым (1999). Им же отмечается, что ареал данного вида требует дальнейшего изучения. Н.Н. Цвелёвым (2000) вид указывается для Ленинградской области. Он также отмечен в Московской, Тамбовской (Сухоруков, 2001; Маевский, 2006) и Астраханской областях (Лактионов, 2002, 2009). По нашим данным этот вид на территории ВКК не является редким, он спорадически встречается по всему региону (Дюкина, 2005а, 2008а; Капитонова, Дюкина, 2005, 2006; Капитонова и др., 2006) (прил. 2, рис. 2).

3. ***T. shuttleworthii* Koch et Sonder** 1844, in Koch, Syn. Fl. Germ., ed. 2: 786; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 170; Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 10; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; Casper, Krausch, 1980, in: Süβwasserflora in Mitteleuropa, 23: 97; C.D.K. Cook, 1980, Fl. Europ., 5: 276; Краснова, 1999, Структура гидрофильной фл. ...: 169; Мавродиев, 2006 в: Маевский, Фл. сред. полосы евр. ч. России: 51; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 23 – **Р. Шутлеворта**.

Ареал вида охватывает океанические районы Европы и в основном включает Среднюю Европу и Средиземноморье, частично – Восточную Европы (Леонова, 1979; Макрофиты…, 1993). Согласно Е.В. Мавродиеву (1999), рогоз Шутлеворта «обычен в западных областях флоры Восточной Европы». Он приводится для флоры Украинской лесостепи, изредка встречается в ряде районов «центра» флоры «Европейской части СССР» (Московской и Калужской областях), в Белоруссии, Крыму, Краснодарском крае, ряде районов Кавказа. В Северной Америке считается заносным видом. В Европе рогоз Шутлеворта включён в Красные книги Словакии, Лихтенштейна, Германии, Швейцарии, Австрии, Греции, Болгарии с разными статусами редкости (Макрофиты …, 1993; Convention …, 1993; Käsermann, 1999; Ondrášek, 2002; Uhrin, Bača, 2005; *Typha shuttleworthii* Koch et Sonder, 2006). На территории ВКК вид является редким, его произрастание отмечено на крайнем юге Удмуртии и на севере Татарстана (Капитонова и др., 2009). Весьма интересной является недавняя находка небольшой популяции рогоза Шутлеворта на территории г. Ижевска (окр. Ботанического сада Удмуртского госуниверситета, мелиоративный канал. 25. VII 2010. Капитонова О.А., Капитонов В.И.), которая является новостью не только для флоры окрестностей Ботсада УдГУ, где этот вид ранее не приводился (Баранова и др., 2009), но и дополняет флору г. Ижевска в целом новым гидрофильным видом, а также расширяет представления о биотопической приуроченности этого рогоза и распространении его в Восточной Европе (прил. 2, рис. 3).

4. ***T. incana* Kapitonova et Dyukina** 2008, Бот. журн. Т. 93, № 7: 1132-1134; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 22 – **Р. седой**.

Вид описан по растениям из Удмуртии, ареал его включает восток Европейской части России и Западную Сибирь в пределах южнотаёжных и подтаёжных ландшафтов (Капитонова, Дюкина, 2008). Ука-

зывается также для Ярославской области и Чувашии (Лисицына и др., 2009). На территории ВКК вид встречается спорадически, чаще в южной половине (прил. 2, рис. 4).

Отношение *T. incana* к другим рогозам пока до конца не выяснено. Стерильность большей части пыльцы растений этого вида, нестабильность морфологических показателей могут свидетельствовать о его гибридном происхождении. Предположительно, этот вид – результат скрещивания рогозов типовой секции, возможно *T. elata* и *T. shuttleworthii*, что должно быть проверено с помощью биохимических и цитогенетических методов.

5. ***T. elata*** **Boreau** 1840, Fl. Centr. France II: 733; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 23. – T. latifolia var. elatior Boreau, non Boenningh., Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 9 – **Р. высокий.**

Для территории России вид отмечен как изредка встречающийся в Ленинградской, Новгородской, Вологодской, Владимирской, Московской, Рязанской, Тульской областях, в Мордовии и Башкортостане (Мавродиев, 1999; Лисицына и др., 2009), за пределами России вид известен из Прибалтики, Белоруссии, западного Казахстана и Западной Европы (Мавродиев, 1999). В пределах ВКК известно несколько достоверных находок этого вида на территории Кировской области и Удмуртской Республики (прил. 2, рис. 5), однако, по-видимому, в регионе он распространен гораздо шире. Несомненно, в будущем следует ожидать новые находки рогоза высокого на территории всего рассматриваемого региона.

6. ***T. angustifolia*** L. 1753, Sp. Pl.: 971; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 150; Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 11; Б. Федч. 1934, Фл. СССР, 1: 215; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 13; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 329; Casper, Krausch, 1980, in: Süβwasserflora in Mitteleuropa, 23: 94; C.D.K. Cook, 1980, Fl. Europ., 5: 275; Конспект фл. Удмуртии, 1992: 138; Мавродиев, 1997, в: Биол фл. Моск. обл. 13: 4-29; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 30; Краснова, 1999, Структура гидрофильной фл. ...: 172; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. водоемов России: 30; Сосуд. раст. Татарстана, 2000: 416; Баранова, 2002, Мест. фл. Удмуртии: 138; Илл. опр. раст. Перм. края, 2007: 79; Тарасова, 2007, Фл. Вятского края: 248; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 25 – **Р. узколистный**.

T. angustifolia произрастает преимущественно в тёплых и умеренных зонах, доходя на севере почти до полярного круга. На севере европейской части России вид крайне редок, на юге не опускается южнее 40 параллели (Мавродиев, 1997, 1999). Рогоз узколистный распространён на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, Малоазиатской, Иранской, Монгольской, Североамериканской, Капской областях, Канарских островах и Австралии (Федченко, 1934; Флора северо-востока европейской части СССР, 1974; Леонова, 1979). В ВКК рогоз узколистный является обычным видом (Дюкина, 2005а; Капитонова и др., 2005; Капитонова, Дюкина, 2006) (прил. 2, рис. 6).

7. ***T. elatior* Boenn** 1824, Prodr. fl. Monaster: 274, non Boreau; Мавродиев, 1999: 15; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 23. – **Р. высочайший.**

Редкий вид, известный с Нижнего Дона, Черноморского побережья Кавказа, Крыма и Причерноморья, Волгоградской области; встречается также на юге Западной Европы (Мавродиев, 1999; Мавродиев, Сухоруков, 2006). Нами собирался в западных подстепных районах Нижней Волги в пределах Астраханской области (Капитонова и др., 2011). В пределах ВКК пока известно единственное местонахождение *T. elatior* на территории Республики Татарстан, где вид был собран летом 2011 г. на мелководье старицы р. Белой в ее нижнем течении (прил. 2, рис. 7).

8. ***T. laxmannii* Lepechin** 1801, Nova Acta Acad. Sci. Petropol, 12: 84, 335; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 167; Graebner, 1900, Typhaceae in: Engler. Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 10; Б. Федч. 1934, Фл. СССР, 1: 212; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 11; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 329; Casper, Krausch, 1980, in: Süβwasserflora in Mitteleuropa, 23: 98; C.D.K. Cook, 1980, Fl. Europ., 5: 276; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 30; Краснова, 1999, Структура гидрофильной фл. ...: 171; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. водоемов России: 28; Сосуд. раст. Татарстана, 2000: 416; Баранова, 2002, Мест. фл. Удмуртии: 138; Мавродиев, 2006 в: Маевский, Фл. сред. полосы евр. ч. России: 51; Илл. опр. раст. Перм. края, 2007: 78; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 20. – *T. stenophylla* Fisch. et Mey. 1845, Bull. Ac. St. Petersb. III: 209. – **Р. Лаксмана**.

Сложный в систематическом отношении вид. Чаще всего он понимается широко, в составе которого выделяется несколько разновид-

ностей, различающихся морфологией и ареалом. Рядом авторов они рассматриваются в качестве отдельных видов, на что бегло обращает внимание Е.В. Мавродиев (1999). Наибольшее разнообразие видов этого родства указывается для Сибири, где, помимо *T. laxmannii* s. str., отмечены еще, по меньшей мере, 3 вида: *T. veresczaginii* Kryl. et Schischk., *T. przewalskii* Skvortz., *T. zerovii* Klok. fil. et A. Krasnova (Флора Западной Сибири, 1927; Краснова, 1999; Краснова, Дурникин, 2003). Без сомнения, виды секции Engleria (Leonova) Tzvel. требуют дальнейшего специального изучения. Пока же для территории ВКК *T. laxmannii* рассматривается нами в широком смысле, хотя морфологические различия растений этого родства, собранные в пределах региона, очевидны.

Ареал *T. laxmannii* s. l. охватывает Кавказ, Средиземноморье, Среднюю Европу, южные районы Западной и Восточной Сибири, Среднюю Азию, юг Дальнего Востока, Монголию, Китай, Японию (Федченко, 1934; Леонова, 1979). В Иркутской области рогоз Лаксмана включён в Красную книгу со статусом «редкий вид» (3 категория редкости) (Кадастр…, 2006). В последнее время вид проявляет тенденцию к расширению ареала в северном направлении и уже известен во многих регионах как адвентивное включение во флоре. Он отмечен для Ленинградской (Цвелев, 2000б), Тверской (Нотов и др., 2002; Нотов, 2009) и Рязанской (Щербаков и др., 2004) областей, встречается в Республике Татарстан (Сосудистые…, 2000; Бакин, Ситников, 2005), Пермском крае (Овёснов, 1997) и Удмуртии (Капитонова, 1999, 2002; Шадрин, 2001; Баранова, 2002; Капитонова, Дюкина, 2006; Пузырёв, 2006). В Польше этот вид относится к антропофитам (заносным видам) и включен в группу кенофитов по времени заноса на территорию страны (Baryla et al., 2005). В Республике Татарстан рогоз Лаксмана находится в списке редких и уязвимых таксонов, не включённых в Красную книгу, но нуждающихся на территории республики в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга …, 2006; Атлас сосудистых растений …, 2008). В целом, на территории ВКК вид более обычен для южных районов, очень редко встречается на севере региона (прил. 2, рис. 7).

9. ***T.* × *glauca* Godron (= *T. angustifolia* × *T. latifolia*)** 1843. Flor. Lorr. p. sp. ed. I. II, p. 20, ed. II, II, p. 332; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 167; Краснова, 1999, Структура гидрофильной фл. ...: 175; Мавро-

диев, Алексеев, 1998, Бюл. МОИП. Отд. Биол. 103: 6: 51-54; Сосуд. раст. Татарстана, 2000: 416; Мавродиев, 2006 в: Маевский, Фл. сред. полосы евр. ч. России: 51; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 26 – **Р. сизый**.

T. × *glauca* – гибрид, впервые описанный из Европы и хорошо известный в Северной Америке. Ареал нотовида захватывает большую часть внетропических зон северного полушария, примерно совпадая с областью «перекрывания» ареалов родительских видов, встречается практически по всей Западной Европе и в Северной Америке (Мавродиев, 1999), широко распространён в ветландах Великих Озёр Северной Америки (Vaccaro, 2005). В России рогоз сизый долгое время оставался неизвестным, хотя первые его сборы были сделаны на Средней Волге ещё в 1925 г. (Папченков, 2001). Известен из Владимирской, Волгоградской, Астраханской, Вологодской областей (Мавродиев, Алексеев, 1998; Краснова, 1999; Лактионов, 2009). На территории ВКК произрастание вида отмечено для Кировской области (Капитонова и др., 2006, 2009), Республик Татарстан (Папченков, 1993; Бакин, Ситников, 2005), Башкортостан (Капитонова и др., 2009) и Удмуртии (Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова, 2005; Дюкина, 2005а, 2005б, 2008а; Капитонова, Дюкина, 2006). В рассматриваемом регионе вид редок (прил. 2, рис. 8), но в местах произрастания зачастую образует крупные заросли.

10. ***T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev** (= ***T. latifolia* × *T. laxmannii***) 2000, Бюл. МОИП. Отд. Биол. 105: 4: 65-69; Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009, Фл. водоемов Волжского бассейна: 25 – **Р. Смирнова**.

Вид описан из окрестностей Волгограда, известен из Казахстана (Наурзумский Государственный заповедник), но, по мнению автора таксона, имеет, по-видимому, более широкое распространение (Мавродиев, 1999). Пока же произрастание этого рогоза отмечено лишь для территории ВКК: он известен в Удмуртии и Кировской области (Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова, 2005; Дюкина, 2005б, 2008; Капитонова и др., 2006). В целом, в регионе вид имеет рассеянное распространение, известно около 15 местонахождений (прил. 2, рис. 9).

4.2. Эколого-биоморфологическая характеристика рогозов ВКК

4.2.1. Секция Typha

Согласно описанию в литературе (Леонова, 1979), пестичные соцветия рогозов типовой секции тёмно-бурые или черноватые, цилиндрические, 10-32 см длиной, 1-3 см шириной, не отделены от тычиночных соцветий или отделены промежутком длиной около 0,5 см, почти равны тычиночным, немного длиннее или короче их. Цветки без прицветника, карподии на верхушке закруглённые с остриём, рыльца широкие и плоские, ромбически- или продолговато-яйцевидные, реже ланцетные, сохраняющиеся. Пыльца в тетрадах. Листья сизовато-зелёные, 0,5-2,0 см шириной.

4.2.1.1. *Typha latifolia* L.

Морф. Мощное растение с толстым прямостоячим цилиндрическим стеблем 1,0-2,0 (3,0) м высотой. Корневище плагиотропное, 35-50 см длиной, 1,5-2,5 см толщиной. Листья широколинейные. Длина вполне развившегося листа может достигать 3 м, считая подводную часть, в них развита воздухоносная ткань – аэренхима (Нейштадт, 1963; Леонова, 1979; Casper, Krausch, 1980; Макрофиты…, 1993).

Тычиночные соцветия немного короче или почти равны пестичным. Согласно данным, полученным нами ранее (Капитонова и др., 2004), длина тычиночной части соцветия составляет 16,2-19,2 см, пестичной – 18,1-19,7. Пестичные части соцветия цилиндрические, бурые или тёмно-коричневые. Пестичные цветки 7-8 мм длиной, гинофор 2,5-3 мм длиной, рыльца длиннее прицветных волосков (Леонова, 1979). Пыльцевые зёрна в фертильных тетрадах, волоски околоцветника мужских цветков тонкие, обычно простые (Graebner, 1900; Мавродиев, 1999). Плод – орешек с летучкой (Нейштадт, 1963).

Согласно полученным нами данным, высота репродуктивного побега рогоза широколистного на территории ВКК варьирует в широких пределах: от 0,68 м до 2,8 м, в среднем 1,7 м (табл. 6; прил. 1, рис. 1). Листья в числе 4-13, в среднем 8-10, могут быть покрыты сизоватым налётом, ширина листовой пластинки в средней части от 0,7 до 3,1 см. Пестичная часть соцветия цилиндрической формы, во время цветения тёмно-зелёного цвета, во время плодоношения становится буро-коричневой, её длина 5,9-34,0 (42,0) см, толщина 1,5-3,4 (4,0) см, в среднем 2,7 см. Длина тычиночной части соцветия 3,4-21,3 см в

среднем 11,7 см, толщина во время цветения составляет 0,7-2,2 см. Промежуток между тычиночной и пестичной частью соцветия – 0-0,5 (0,6) см.

Биол. Многолетник, анемофил, анемохор. К-стратег. Цветёт в июне-июле, плодоносит в июле-августе (Макрофиты …, 1993). Возобновляется вегетативно (корневищем) и семенами. Прорастание семян при естественных условиях происходит в марте-апреле в воде. От момента прорастания до появления первого листа проходит от одного до полутора месяцев (Нейштадт, 1963).

Экол. Рогоз широколистный является водным геофитом, гелофитом, анемофилом и анемохором (Поплавская, 1948; Кокин, 1982; Лукина, Никитина, 1985). По классификации В.Г. Папченкова (1999, 2001) он относится к группе экотипов «прибрежно-водные растения» и к экогруппе «высокотравные гелофиты».

Таблица 6. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha latifolia*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	421	1,71±0,01	0,68-2,80	0,29	16,96
n (шт)	3772	8,96±0,07	4-13	1,37	15,29
s (мм)	1263	20,32±0,15	7,00-31,00	3,95	19,44
L_f (см)	421	17,69±0,26	5,90-42,00	5,31	30,02
d_f (мм)	421	27,32±0,21	15,00-40,00	4,20	15,37
L_m (см)	421	11,71±0,17	3,40-21,30	3,38	28,86
d_m (мм)	161	12,17±2,78	7,00-22,00	2,78	22,84
r (мм)	421	0,29±0,05	0-7,00	0,98	337,93

Данный вид предпочитает илистые, глинистые и суглинистые грунты. К реакции среды рогоз широколистный требователен, предпочитая нейтральную среду. Это растение плохо переносит летнее пересыхание водоёмов. На высохших местах быстро отмирают его надземные органы, корневища же могут сохраняться несколько лет и при наступлении благоприятных условий вновь дать побеги. Грунты под рогозовыми зарослями почти всегда лишены воздуха, так как они насыщены водой и характеризуются наихудшими условиями аэрации. Только этим в основном можно объяснить исключительно поверхностное расположение корневой системы рогозов. Корни рогоза, кроме

воздуха аэренхимы подземных органов, поглощают также и растворённый в грунтовой воде кислород, количество которого колеблется от 0,83 до 2,3 $см^3$ в 1 л (Рычин, 1939, 1948; Таубаев, 1970; Растительный мир Прикамья, 1988).

Рогоз широколистный растёт на сырых затопленных лугах, по окраинам болот и на самих болотах, в старичных, зарастающих и заболачивающихся водоёмах, у выходов ключей на склонах, по заболачивающимся днищам балок вдоль ручьёв и малых рек, на сплавинах. Растения этого вида чаще всего заселяют трансформированные и искусственные биотопы (мелководья и берега прудов, каналов, канав), значительно реже встречаясь в первичных сообществах, проявляя тем самым признаки синантропного вида (Сорные растения СССР, 1934; Краснова, 1986, 1998, 1999; Конспект флоры Удмуртии, 1992; Баранова, 2002). Нами (Дюкина, Капитонова, 2006) данный вид отнесён к синантропному элементу гидрофильной флоры Удмуртии. Он часто является пионером зарастания мелководий водохранилищ, особенно с периодически меняющимся по сезонам года уровнем, появляясь большей частью в первые годы, впоследствии обычно вытесняясь другими видами. Считается индикатором заболоченных участков с грунтовым и поверхностным подтоплением, мезо- и эвтрофных водоёмов с колебанием уровня воды в широких пределах, илисто-торфянистых отложений (Макрофиты…, 1993; Tsyusko at al., 2005).

Рогоз широколистный – достаточно вариабельный в экологическом отношении таксон, выдерживающий широкий диапазон изменения значений абиотических факторов. В оптимальных условиях он обладает высокой конкурентоспособностью, что наглядно проявляется при совместном обитании нескольких видов этого рода: рогоз широколистный почти всегда занимает наиболее благоприятные для роста и развития участки с глубиной воды 10-30 (50) см, вытесняя в более глубоководную зону *T. angustifolia*, а в прибрежное мелководье и на берег – рогозы промежуточный и Лаксмана. Конкурентоспособность *T. latifolia* достигается за счет большой надземной и подземной биомассы, которую он способен формировать на любых типах субстрата. По нашим данным (Дюкина, 2008), сырая надземная биомасса этого вида в ВКК варьирует в пределах от 3,09 до 7,05 кг/$м^2$, причем наибольшие значения этого показателя зарегистрированы на грунтах со значительным содержанием илистых фракций. Более глубоководные местообитания в целом оказываются для рогоза широколистного не благопри-

ятными, и он не выдерживает конкуренции с рогозом узколистным (Мавродиев, 1997). Высокая конкурентоспособность вида рассматривается как основание для отнесения его к К-стратегам (Макрофиты ..., 1993). Согласно нашему мнению, отмеченные выше характерные особенности *T. latifolia* позволяют рассматривать его как вид с вторичной виолент-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (CR-стратег).

4.2.1.2. *Typha intermedia* Schur

Морф. Довольно высокое растение с листьями 8-14 мм ширины. Пестичная часть соцветия 2,0-2,8 см ширины (Цвелёв, 2000б). Годичный побег простой. Растения нередко имеют габитус *T. angustifolia* или с первого взгляда принимаются за «гибрид» рогоза широколистного и узколистного. Пыльцевые зёрна в фертильных тетрадах, волоски околоцветника мужских цветков тонкие, обычно простые. Прицветник при женских цветках отсутствует. Рыльце широколанцетное или ромбическое. На верхних участках отдельных колосков женского соцветия один или два пистиллодия, а если пистиллодиев нет, то на верхушке можно рассмотреть единственный женский цветок в виде пучка волосков. Молодые пестичные соцветия зелёные или тёмно-зелёные (Мавродиев, 1999; Маевский, 2006). Промежуток между пестичной и тычиночной частью соцветия, по данным одних авторов (Цвелёв, 2000б; Лисицына и др., 2009), составляет 5(6)-7 мм, согласно другим авторам – 6-72 мм (Мавродиев, 1999; Мавродиев, Сухоруков, 2006).

В пределах территории ВКК высота репродуктивного побега *T. intermedia* составляет 0,7-2,1 м, в среднем 1,4 м (табл. 7; прил. 1, рис. 2). От рогоза широколистного растения этого вида отличаются листьями зелёного или светло-зелёного цвета, но они могут быть и слегка сизоватыми. Количество листьев на репродуктивном побеге 4-10, ширина листовой пластинки колеблется в пределах от 0,8 до 2,4 см, в среднем 1,4 см. Пестичная часть соцветия цилиндрическая или яйцевидно-цилиндрическая, 6,0-25,0 см длиной и 1,1-3,4 см толщиной, светло- или тёмно-коричневого цвета. Длина тычиночной части соцветия от 4,3 до 23,5 см, толщина 0,6-1,3 см. Промежуток между пестичной и тычиночной частью соцветия составляет от 0,6 до 3,2 см, в среднем 0,7 см (Дюкина, 2007б).

Биол. Многолетник. Цветёт в июне-июле, плодоносит в июле-августе. Возобновляется вегетативно (корневищем) и семенами.

Таблица 7. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha intermedia*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	57	1,41±0,04	0,70-2,10	0,29	20,57
n (шт)	387	6,79±0,23	4-10	1,76	25,92
s (мм)	171	13,96±0,40	7,50-22,50	3,01	21,56
L_f (см)	57	12,58±0,52	6,00-25,00	3,92	31,16
d_f (мм)	57	24,34±0,73	5,00-34,00	5,49	22,56
L_m (см)	57	11,11±0,48	4,30-23,50	3,53	31,77
d_m (мм)	23	9,30±0,35	6,00-13,00	1,69	18,17
r (мм)	57	7,18±0,83	0-32,00	6,28	87,47

Экол. Рогоз промежуточный по классификации В.Г. Папченкова (1999, 2001) может быть отнесён к группе экотипов «прибрежно-водные растения» и к экогруппе «высокотравные гелофиты». Расселяется по берегам водоёмов, по небольшим речкам, старицам крупных рек, часто встречается в эфемерных водоёмах вдоль автомобильных дорог, легко переносит высыхание субстрата.

Рогоз промежуточный является ярким примером предпочтения рудеральных местообитаний на территории ВКК. Он чаще всего встречается в разнообразных вторичных местообитаниях – в придорожных лужах, на зарастающих обводненных и увлажненных колеях, заболоченных нарушенных поймах, часто совместно с рогозом широколистным, которым вытесняется на периферийные участки сообществ. Изредка рогоз промежуточный способен образовывать и собственные небольшие заросли. По нашим наблюдениям, при антропогенном нарушении растительного покрова на переувлажненных местообитаниях, в особенности на грунтах легкого механического состава, на самых ранних стадиях сукцессионной серии одним из первых появляется именно рогоз промежуточный, который в дальнейшем обычно замещается другими, более конкурентоспособными видами последующих стадий сукцессии. Учитывая особенности биологии и экологии, этот рогоз можно охарактеризовать как слабо конкурентоспособный вид с преимущественно эксплерентной (в благоприятных условиях ненарушенных экотопов – виолентной) эколого-фитоценотической стратегией (RC-стратег).

4.2.1.3. *Typha shuttleworthii* Koch et Sonder

Морф. Растение с прямым цилиндрическим цветоносом, высотой 0,8-1,5 (2,2) м. Корневище плагиотропное, ветвистое, ползучее. Листья на цветущем побеге 5-10 (15) мм шириной, часто жёлто-зелёные, длиннее цветущих побегов. Соцветие – толстый, цилиндрический, колосовидный початок пепельно-серебристого цвета. Пестичная и тычиночная части соцветия не отделены промежутком. Тычиночные части соцветия в 2-4 раза короче пестичных. Пестичные соцветия 10-16 см длиной, 1,3-1,8 см шириной. Пестичные цветки 5,0-7,5 мм длиной, гинофор 2-4 мм длиной (Graebner, 1900; Casper, Krausch, 1980; Макрофиты …, 1993; Käsermann, 1999; Uhrin, Bača, 2005; Podešva, 2008б). Рыльца длиннее прицветных волосков или почти равны им (Краснова, 1999; Макрофиты …, 1993), от чего в зрелом состоянии початок приобретает беловатый оттенок. Пистиллодиев два: единственный пистиллодий на верхушке отдельных женских колосков встречается в качестве редкого исключения, в таком случае второй пистиллодий редуцирован и заметен в виде маленького, но хорошо различимого бугорка (Мавродиев, 1999). Пыльца представлена фертильными тетрадами (Graebner, 1900; Punt, 1975).

Согласно нашим данным, растения этого вида, произрастающие на территории ВКК, имеют цветоносный побег высотой 1,07-1,62 м с 7-8 листьями светло-зелёного или жёлто-зелёного цвета, ширина которых в средней части составляет 9,9-20,2 мм (табл. 8; прил. 1, рис. 3).

Таблица 8. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha shuttleworthii*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	57	1,35±0,07	1,07-1,62	0,21	15,56
n (шт)	437	7,67±0,17	7-8	0,50	6,52
s (мм)	171	14,01±1,08	9,90-20,16	3,23	23,06
L_f (см)	57	16,44±2,01	11,70-29,00	6,04	36,74
d_f (мм)	57	14,44±1,38	10,00-20,00	4,13	28,60
L_m (см)	57	6,98±0,32	5,70-8,00	0,97	13,90
d_m (мм)	57	12,11±2,80	8,00-16,00	2,80	23,12
r (мм)	7	0	0	0	0

Листья обычно длиннее цветущих побегов. Пестичная часть соцветия цилиндрической формы, в период цветения зелёного, тёмно-зелёного цвета, во время плодоношения – коричневого, буро-коричневого, слегка беловатого цвета, который особенно четко проявляется в нижней части початка. Длина пестичной части соцветия варьирует от 11,7 до 29,0 см, в среднем 14,4 см, толщина 1,0-2,0 см. Длина тычиночной части соцветия составляет 5,7-8,0 см, толщина 0,8-1,6 см (Капитонова и др., 2008).

Биол. Многолетник, относится к К-стратегам (Макрофиты …, 1993). Цветёт в июне-июле, плодоносит в июле-августе. Возобновляется вегетативно (корневищем) и семенами.

Экол. Относится к группе высокотравных гелофитов, гелиофит, нейтрофит, гемерофоб. Растёт по берегам в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением и на прибрежных мелководьях мезо-эвтрофных пресноводных водоёмов с колебанием уровня воды (Макрофиты …, 1993).

В пределах основного ареала рогоз Шутлеворта экотопологически связан с естественными обводненными местообитаниями. На территории ВКК вид встречается на вторичных местообитаниях, представленных мелководьями искусственных водоемов (небольших прудов) и днищами мелиоративных каналов. Это единственный из рогозов, не отнесенный нами, в отличие от остальных рогозов региона, к группе синантропных видов (Дюкина, Капитонова, 2006), что, прежде всего, связано с крайней редкостью этого вида в ВКК и его невысокой конкурентоспособностью. Нам представляется, что экологические предпочтения рогоза Шутлеворта в рассматриваемом регионе могут быть объяснены в связи с его историческим прошлым, хотя достоверных данных, свидетельствующих в пользу этого, пока нет. Возможно, в прошлом (в третичное время) ареал этого вида был значительно шире и охватывал также территорию современного Среднего Предуралья. Однако климатическая нестабильность плейстоцен-постплейстоценового времени, экспансия на север вслед за отступающим ледником более конкурентоспособных видов сходного экологического предпочтения, включая и виды рода *Typha*, способствовали сокращению области распространения рогоза Шутлеворта со смещением ее в более западные районы с мягким океаническим климатом. Этот процесс обычно бывает связан с возникновением длительное время существующих анклавов, что, вероятно, и произошло в отноше-

нии *T. shuttleworthii* на территории современного ВКК, где этот вид имеет восточные пределы своего ареала. По-видимому, в рассматриваемом регионе рогоз Шутлеворта следует рассматривать в качестве таксона с промежуточной виолент-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (CR-стратег). В целом невысокий конкурентный потенциал этого вида не позволяет ему поселяться на первичных экотопах, где экологические ниши уже заняты структурно-функциональными аналогами. Возможности заселения вторичных биотопов также ограничены, поскольку и оттуда его популяции вытесняются более сильными конкурентами, в первую очередь, рогозом широколистным. Современное масштабное антропогенное преобразование ландшафтов угрожает уничтожением, трансформацией и загрязнением типичных мест обитания рогоза Шутлеворта, следствием чего может быть исчезновение популяций этого вида или их генетическая ассимиляция с близкородственными видами.

4.2.1.4. *Typha incana* Kapitonova et Dyukina

Морф. Многолетнее прибрежно-водное растение до 1,5 (2,0) м высотой (табл. 9; прил. 1, рис. 4). Листья зелёного, изумрудно-зеленого или светло-зелёного цвета, на репродуктивном побеге 7-9 штук, в средней части (7) 8-12 (15) мм шириной, равны стеблю или несколько превышают его. Пестичная часть соцветия (3) 5-12 (15) см длиной и (2,0) 2,5-3,0 (3,5) см толщиной, продолговато-веретеновидной или цилиндрической формы. Молодые соцветия в период цветения светло-зелёного, в период плодоношения – бурого или коричневого цвета, ко времени созревания плодов (конец июля – август) приобретают характерный белёсый, пепельный до почти белого оттенок за счёт выступающих на поверхности соцветия околоцветных волосков, которые на 1-1,5 мм длиннее рылец или равны им. Рыльце ланцетное, ланцетно-ромбическое, бурое. Базальные участки отдельных колосков женской части соцветия длиннее 1 мм (до 2 мм), прицветники отсутствуют. На верхушках отдельных женских колосков имеется обычно 2 карподия. Тычиночная часть соцветия примерно равна по длине пестичной части, плотно к ней примыкает или имеется промежуток до 1,0-2,0 (2,5) см. Пыльцевые зёрна собраны в тетрады, часть пыльцы стерильна (Капитонова, Дюкина, 2008).

Биол. Многолетник. Цветёт в июне, плодоносит в июле – в августе. Возобновляется вегетативно (корневищем) и семенами.

Таблица 9. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha incana*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	13	1,39±0,08	0,86-1,78	0,29	20,86
n (шт)	82	6,31±0,40	4-9	1,44	22,82
s (мм)	39	12,67±0,96	5,00-17,50	3,45	27,23
L_f (см)	13	10,78±1,02	4,50-16,00	3,67	33,04
d_f (мм)	13	21,08±1,64	7,00-28,00	5,92	28,08
L_m (см)	13	9,26±0,71	4,80-13,50	2,45	26,46
d_m (мм)	7	9,71±0,57	7,00-12,00	1,50	15,45
r (мм)	13	3,42±1,11	0-12,00	3,85	112,57

Экол. Относится к группе высокотравных гелофитов. Селится на различных вторичных местообитаниях (переувлажнённых субстратах вдоль дорог, в поймах запруженных рек и т.п.), которые к концу лета могут обсыхать. Встречается также в воде на глубине до 30-40 см (Капитонова, Дюкина, 2008). В подобных местообитаниях рогоз седой способен образовывать большие заросли. Этот вид, как и рогоз промежуточный, осваивает обводненные экотопы на начальных стадиях сукцессионной серии, впоследствии замещаясь другими видами. На территории ВКК имеет в целом невысокую конкурентоспособность, что характеризует его как вид с преимущественно эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (R-стратег).

4.2.1.5. *Typha elata* Boreau

Морф. Высокое (до 1,5-3,0 м в высоту) многолетнее травянистое растение с листьями чаще всего до 10 мм ширины. Пестичная часть соцветия относительно короткая, до 10 см длины (Мавродиев, 1999; Лисицына и др., 2009). Годичный побег простой, монокарпический побег образует не более 30 листьев. Растения имеют габитус *T. angustifolia* или *T. laxmannii*. Пыльцевые зёрна в фертильных тетрадах. Прицветник при женских цветках отсутствует. Рыльце широколанцетное или ромбическое. На верхних участках отдельных колосков женского соцветия один или два пистиллодия. Молодые пестичные соцветия зелёные или тёмно-зелёные (Мавродиев, 1999). Имеется небольшой промежуток между пестичной и тычиночной частью соцветия, или же он может отсутствовать.

Для территории ВКК произрастание *T. elata* достоверно установлено лишь в 2011 г., в связи с чем точные количественные данные по морфологии этого вида и его экотопологическим предпочтениям пока немногочисленны и не позволяют выполнить статистический анализ. Однако можно констатировать, что в пределах рассматриваемого региона высота репродуктивного побега *T. elata* незначительная – до 2 м, чаще всего до 1,5 м (прил. 1, рис. 5). Растения этого вида отличаются от близких видов типовой секции относительно узкими листьями зелёного или светло-зелёного (салатного) цвета, небольшими женскими соцветиями – 5-10 см в длину и 1-2 см в толщину.

Биол. Многолетник. Цветёт в июне-июле, плодоносит в июле-августе. Возобновляется вегетативно (корневищем) и семенами.

Экол. Рогоз высокий может быть отнесён к группе экотипов «прибрежно-водные растения» и к экогруппе «высокотравные гелофиты». Расселяется по берегам водоёмов и водотоков, часто встречается в эфемерных водоёмах вдоль автомобильных дорог, в мелиоративных канавах, может переносить временное высыхание субстрата.

По экотопологическим предпочтениям рогоз высокий сходен с рогозом промежуточным, в основном произрастая на рудеральных местообитаниях. Этот вид в рассматриваемом регионе встречается на разнообразных вторичных экотопах: в придорожных лужах, на зарастающих обводненных песчаных и гравийных карьерах, заболоченных нарушенных поймах, мелиоративных канавах. Данный вид изредка образует небольшие заросли. В сукцессионной серии *T. elata* появляется на самых ранних стадиях, как и рогоз промежуточный, одним из первых заселяя нарушенные местообитания, однако позже он обычно замещается другими видами последующих стадий сукцессии. В рассматриваемом регионе этот рогоз можно охарактеризовать как не конкурентоспособный вид с преимущественно эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (R-стратег).

4.2.2. Секция Bracteolatae Graebner

Тычиночные и пестичные соцветия отделены друг от друга промежутком 1-10 см длиной. Все цветки в основании с прицветником, карподии на верхушке усечённые или суженные, с остриём, рыльца линейные или узколанцетные, после цветения обычно опадающие. Пыльца в монадах. Ось тычиночного соцветия с волосками или без них (Леонова, 1979).

4.2.2.1. *Typha angustifolia* L.

Морф. Крупный длиннокорневищный многолетник высотой 1-3 м (Graebner, 1900; Casper, Krausch, 1980), может быть до 4,5 м (Мавродиев, 1997). Корневище плагиотропное, утолщённое, 1-4 см в диаметре. Корни двух типов: одни тонкие и сильно разветвлённые, находятся в воде и участвуют в образовании сплавин, другие – толстые, шнуровидные, до 25-30 см длиной, находятся в грунте (Макрофиты …, 1993). Листья узколинейные, цельнокрайние, зеленые, с хорошо развитой пластинкой до 2,5 м длиной и (5) 6-8 (14) мм шириной, винтообразно закрученные в 2-3 оборота, на верхушках заострённые (Рычин, 1948). Лист имеет до 15 узких воздушных каналов, хорошо видимых на поперечном разрезе листа. Поперечными перегородками эти каналы делятся на квадратные камеры (Нейштадт, 1963).

Пестичная часть соцветия длиной 5-32 см, диаметром 0,5-2 см, узкоцилиндрическая, отделена от тычиночной части промежутком 0,5-10 см длиной (Юнусов, 1983; Макрофиты…, 1993). В пестичной части соцветия цветки трех типов: стерильные, имеющие стержневидную завязь с недоразвитыми семязачатками, бесплодные булавовидные цветки – карподии и фертильные цветки. На 1 мм^2 цветоложа початка располагается примерно 96 цветков. Цветки около 10 мм длиной, у основания с коротко заостренными темно-коричневыми прицветниками, гинофор 2-5 мм длиной (Леонова, 1979). Карподии на верхушке усечённые, с коротким острием. Рыльца линейные или узколанцетные, после цветения опадающие. Базальные участки женских отдельных колосков женского соцветия всегда короче 0,8 мм, цветки расположены плотно, по нескольким спиралям. Ось тычиночной части соцветия с длинными волосками. Тычиночные цветки с околоцветником и 3-5 (8) тычинками. Пыльцевые зёрна фертильные, в монадах (Мавродиев, 1999; Mavrodiev, 1999; Мавродиев, Сухоруков, 2006).

Согласно нашим данным, на территории ВКК высота генеративного побега *T. angustifolia* составляет 0,68-2,40 м, в среднем 1,76 м (табл. 10; прил. 1, рис. 6), количество листьев 5-12, ширина листовой пластинки в средней части 0,4-1,2 см. Листья светло-зелёного цвета и по высоте превышают соцветие. Пестичная часть соцветия цилиндрическая, длиной (2,6) 8-26,2 см, толщиной 1,0-2,7 см. В период цветения початок зелёного цвета, во время плодоношения становится коричневым, светло-коричневым. Длина тычиночной части соцветия 7,7-25,4

см, толщина во время цветения 0,7-1,5 см. Промежуток между частями соцветия составляет 0,3-15,0 см.

Таблица 10. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha angustifolia*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	143	1,74±0,02	0,68-2,40	0,27	15,52
n (шт)	971	6,94±0,11	5-12	1,31	18,88
s (мм)	429	7,40±0,09	4,00-11,50	1,11	15,00
L_f (см)	143	13,69±0,31	2,60-26,20	3,71	27,10
d_f (мм)	143	17,23±0,24	10,00-27,00	2,83	16,42
L_m (см)	143	15,84±0,31	7,70-25,40	3,74	23,61
d_m (мм)	29	9,85±0,36	5,00-15,00	1,94	19,70
r (мм)	143	36,70±1,77	0-150,00	21,19	57,74

Биол. Водный геофит, гелофит, анемофил, анемохор, K-S–стратег. Семена сохраняют всхожесть 1-2 года. На третьем году растение уже может цвести (Нейштадт, 1963; Юнусов, 1983; Макрофиты ..., 1993; Мавродиев, 1997).

Экол. Растёт по берегам водоемов, в местах с поверхностным грунтовым подтоплением, на прибрежных мелководьях мезо- и эвтрофных пресноводных стоячих или малопроточных водоемов. Не переносит длительного осушения субстрата, полностью исчезая на 3-4-ый год после полного осушения (Таубаев, 1970; Кузьмичёв, Краснова, 1989; Барсегян, 1990; Макрофиты..., 1993; Мавродиев, 1997). К грунтовым условиям не требователен, может произрастать на песчаных, глинистых и торфянистых грунтах, довольно легко переносит сильные паводки, встречается при этом на глубине 2-2,3 м. Экологический оптимум для этого вида – глубина 0,5-1,2 м (Таубаев, 1970).

Является первым поселенцем на песчаных аллювиальных отложениях, в ямах, канавах. Запас питательных веществ в мощных корневищах позволяет этому виду вегетировать на участках с большой толщей воды. Индикатор мезо- и эвтрофных водоемов с малым колебанием уровня воды (Макрофиты..., 1993).

На территории ВКК рогоз узколистный является обычным видом на мелководьях водохранилищ, где он формирует одновидовые

либо с участием других гидрофильных растений заросли, прочно удерживая за собой позиции, особенно на глубоководных участках.

Довольно обычен он также и на нарушенных местообитаниях, в том числе испытывающих антропогенное загрязнение (например, придорожные обводненные местообитания), где он зачастую не проявляет признаков угнетения и имеет удовлетворительное возобновление. В рассматриваемом регионе для данного вида, наряду с эксплерентными свойствами, характерны и выраженные виолентные признаки, связанные, прежде всего, с абсолютным доминированием в условиях благоприятного гидрорежима со стабильным уровнем воды, что позволяет отнести этот вид к промежуточной CR стратегии.

4.2.2.2. *Typha elatior* Boenn

Морф. Габитуально напоминающие *T. laxmannii* растения 1-2 м высотой с довольно узкими листовыми пластинками до 7-8 мм шириной. Корневище относительно тонкое, до 1,5 см в диаметре. Пестичное соцветие короткое, (3)5-10(12) см длиной, как и у рогоза Лаксмана, в 1,5 раза и более короче тычиночного соцветия, последнее может быть отделено от пестичного соцветия небольшим (до нескольких см) промежутком. Рыльце от узко- до широко-ланцетного. Прицветники имеются, они всегда несколько темнее рылец (Мавродиев, 1999; Лисицына и др., 2009).

Биол. Многолетник, анемофил, анемохор, S–стратег (?).

Экол. Произрастает по берегам водоемов, на сырых местообитаниях.

<u>4.2.3. Секция Engleria (Leonova) N. Tzvel.</u>

Пестичные соцветия светло-коричневые, продолговато-яйцевидные, овальные, реже цилиндрические, 4-12 см длиной, отделены от тычиночных промежутком 0,3-6,0 см длиной, реже не отделены, в 3-4 раза короче тычиночных. Листья светло-зелёные, шириной 0,2-1,3 см (Леонова, 1979).

4.2.3.1. *Typha laxmannii* Lepechin

Морф. Растение с прямостоячим цилиндрическим стеблем, 0,8-1,65 м высотой, по данным Z. Podešva (2008a) – от 0,7 до 1,2 (1,5) м. Корневище плагиотропное, до 35-40 см длиной и 0,5-1 см в диаметре. Листья узколинейные, сверху плоские или слегка вогнутые, снизу вы-

пуклые, зеленые, 2-4 мм шириной (Рычин, 1948; Леонова, 1979; Casper, Krausch, 1980; Макрофиты…, 1993), по Е.В. Мавродиеву (1999) и Z. Podešva (2008a) – до 6 (7) мм шириной. Пестичная часть соцветия овальная, продолговато-яйцевидная или узкоцилиндрическая, светло-бурая или светло-коричневая, 4-15 (19) см длиной, 0,5-2,5 см шириной, в 3-4 раза короче тычиночной. Пестичные цветки (3,0)5,0-6,5 мм длиной, гинофор (1,0)3,0-4,5 мм длиной, волоски короче рылец. Рыльце лепестковидное с городчатым краем. Тычиночная часть соцветия отделена от пестичной части на 5 см и более. Плод – орешек (Леонова, 1979; Макрофиты…, 1993; Краснова, 1999; Mavrodiev, 2002).

Высота генеративного побега у растений *T. laxtannii* с территории ВКК составляет 0,89-1,54 м, в среднем 1,2 м, он несёт от 4 до 7 листьев 0,3-0,5 см шириной (табл. 11; прил. 1., рис. 7). Пестичная часть соцветия длиной 3,3-7,4 см, толщиной от 0,8 до 2,4 см. Форма соцветия может варьировать от цилиндрической до веретеновидной и яйцевидной. Тычиночная часть соцветия длиной 8,1-17,5 см, промежуток между ними составляет 1,5-6,1 см.

Таблица 11. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha laxtannii*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	13	1,21±0,06	0,89-1,54	0,21	17,36
n (шт)	74	5,69±0,26	4-7	0,95	16,70
s (мм)	39	4,07±0,43	3,00-5,00	0,43	10,57
L_f (см)	13	5,42±1,17	3,30-7,40	1,17	21,59
d_f (мм)	13	15,62±1,59	8,00-24,00	5,74	36,75
L_m (см)	13	12,47±0,69	8,10-17,50	2,50	20,04
d_m (мм)	-	-	-	-	-
r (мм)	13	38,62±5,42	15,00-61,00	19,55	50,62

Биол. Рогоз Лаксмана – многолетник, водный геофит, гелофит, анемофил, анемохор, S-стратег. Цветёт в июне-июле, плодоносит в июле-августе. Возобновляется вегетативно и семенами (Макрофиты …, 1993).

Экол. Растёт по берегам, в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением, на прибрежных мелководьях эвтрофных пресных или

слабосолоноватых водоемов с илисто-песчаными отложениями, на глубине до 10-40 см. При уменьшении увлажнения продуктивность популяций снижается, при благоприятных условиях они способны расширять площадь произрастания. В болотно-прибрежной экофазе условия развития для него оптимальны. Рогоз Лаксмана является индикатором новообразованных аллювиальных участков с грунтовым и поверхностным подтоплением, эвтрофных слабосолоноватоводных водоемов, илисто-песчаных отложений (Макрофиты…, 1993). Этот вид экотопологически приурочен к аллювиальным наносам рек, но его находки в ВКК показали, что чаще он встречается на вторичных экотопах – в кюветах автодорог, в обводненных карьерах, на привозных строительных материалах (гравий, песок) (Капитонова, 2002; Дюкина, Капитонова, 2006; Пузырёв, 2006), входя как примесь в сообщества других видов, преимущественно *Typha latifolia* и *Phragmites australis*. Вид не конкурентоспособен, однако может поселяться там, где другие рогозы не выдерживают высокого уровня действия факторов среды, например, уровня минерализации грунта. Учитывая это, данный вид можно отнести к эксплерент-патиентной фитоценотической стратегии (RS-стратегия).

4.2.4. Нотосекция Typhaolatae E. Mavrodijev et Yu. Alekseev

Пыльца в монадах с возможной примесью диад и (или) триад и (или) тетрад. Длина, по крайней мере, части «выростов» оси женского соцветия больше 0,8 мм. Рыльце по форме варьирует от ланцетного до ромбического (редко), как правило, широколанцетное (Мавродиев, Алексеев, 1998; Мавродиев, 1999, 2000).

4.2.4.1. *Typha* × *glauca* Godron

T. × *glauca* – таксон гибридного происхождения, родительскими видами которого являются *T. angustifolia* и *T. latifolia*.

Морф. Высота растений достигает 1-2 (2,5) м (Сосудистые растения Татарстана, 2000; Капитонова, Дюкина, 2006). Ширина листьев варьирует от 0,8 до 1,8 см, расстояние между частями соцветия составляет 0-3,5 см. От 5 до 20% женских цветков могут иметь прицветники. Цвет молодых пестичных частей соцветий зеленый или темно-зеленый (как у *T. latifolia*). Длина семян в среднем составляет 1,2 мм (0,9-1,4 мм) (Мавродиев, Алексеев, 1998). Пестичная часть соцветия цилиндрическая, иногда толсто-цилиндрическая, довольно сильно

варьирует по окраске: от тёмно-коричневого и бурого до светло-коричневого (Краснова, 1999). А.Н. Краснова (1999) указывает, что между тычиночным и пестичным соцветием нет промежутка, или он незначительный – 0,3 см. По нашим данным (Дюкина, 2005а), этот промежуток может быть более значительным. По данным Е.В. Мавродиева и Ю.Е. Алексеева (1998) пыльца гибридных растений состоит преимущественно из монад, до 90% пыльцевых зерен стерильны. Рогоз сизый отличается от рогоза широколистного более узкой зеленой листовой пластинкой, хотя она может достигать и значительной ширины (до 20 мм), расставленными на 2-3 см и более пестичной и тычиночной частями соцветия, наличием прицветников у женских цветков, пыльцой, состоящей преимущественно из монад, к которым в разной степени примешиваются диады, триады и тетрады.

По нашим данным, высота репродуктивного побега растений этого нототаксона варьирует в широких пределах: от 1,06 до 2,23 м (табл. 12; прил. 1, рис. 8). Количество листьев на репродуктивном побеге 4-12, ширина срединных листьев 0,4-2,2 см, на листьях может быть сизоватый налёт, характерный для *T. latifolia*. Пестичная часть соцветия цилиндрическая, светло-коричневого цвета, 6,4-30,0 см длиной, 0,8-3,5 см шириной. Длина тычиночной части соцветия 6,2-31,0 см, в среднем – 14,8 см, толщина – 0,6-1,6 см, промежуток между частями соцветия составляет 0-11,4 см. Пыльца у рогоза сизого представлена монадами с примесью диад, триад и тетрад, большей частью она стерильна, на что ранее уже обращалось внимание (Galen, 1962; Мавродиев, Алексеев, 1998). К главным отличительным признакам гибридных растений от второго родительского вида – рогоза узколистного – можно отнести почти полную стерильность пыльцы, отсутствие прицветников у части пестичных цветков, в целом более широкое рыльце. Иногда пестичная и тычиночная части общего соцветия плотно соприкасаются.

Биол. Рогоз сизый может иметь в почве банк жизнеспособных семян, но его семенное размножение не всегда эффективно, в силу чего его расселение, вероятно, осуществляется локально. Начинает вегетировать в конце апреля (Bayly, O´Neill, 1972).

Экол. *T.* × *glauca* относится к группе высокотравных гелофитов. Селится на различных вторичных местообитаниях (переувлажнённых субстратах вдоль дорог, в поймах запруженных рек, мелководьях каналов и т.п.), растёт в диапазоне глубин от 0 до 100 см (Waters, Shay,

1991; Мавродиев, Алексеев, 1998). За счёт активного вегетативного размножения способен образовывать монодоминантые сообщества. Является высоко конкурентным видом, относится к виолентной эколого-фитоценотической стратегии (С-стратег).

Таблица 12. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha* × *glauca*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	61	1,76±0,04	1,03-2,46	0,31	17,61
n (шт)	462	7,57±0,22	4-12	1,70	22,46
s (мм)	183	10,69±0,60	4,00-20,00	4,68	43,78
L_f (см)	61	16,77±0,72	6,40-31,20	5,62	33,51
d_f (мм)	61	18,09±0,89	4,00-35,00	6,94	38,36
L_m (см)	61	15,17±0,55	6,20-31,00	4,29	28,28
d_m (мм)	22	10,35±0,65	6,00-16,50	3,07	29,66
r (мм)	61	22,98±2,84	0-114,00	22,22	96,69

4.2.5. Нотосекция Typheria E. Mavrodijev

Пыльца практически полностью стерильная, пыльцевые зерна в тетрадах или одиночные. Женские цветки лишены прицветников. Волоски околоцветника женского цветка на верхушке слегка заострённые, светлые или коричневатые. Рыльце широколанцетное, до ромбического. Базальные участки отдельных колосков женского соцветия до 1 мм длиной (Мавродиев, Алексеев; 1998; Мавродиев, 1999, 2000).

4.2.5.1. *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev

T. × *smirnovii* – таксон гибридного происхождения, родительскими видами которого являются *T. latifolia* и *T. laxmannii*.

Морф. Длиннокорневщный травянистый поликарпик до 2 (2,5) м высотой. Листорасположение двурядное, влагалища срединных листьев до основания расколотые, в пределах одного монокарпического побега ширина пластинки срединного листа нередко изменяется от 8 до 17 мм.

Междоузлие, несущее пестичную часть соцветия, часто не заполняется цветками полностью, в силу чего, тычиночная и пестичная часть обычно разделены промежутком 1-3 см. Пестичная часть соцветия овальная, до 3 см толщины и до 25 см длины, немного (обычно в

1,5 раза) короче тычиночной. Рыльце ромбическое. Молодые пестичные соцветия светло-зеленого (салатного) цвета, затем они желтеют и далее становятся коричневыми. Тычиночные цветки преимущественно трехтычинковые, волоски околоцветника простые. Семя удлиненно-шиловидное. Перикарпий зрелых плодов разрывается. Эндокарпий тонкий, периклинальные стенки клеток эндокарпия хорошо заметны (Мавродиев, 1999, 2000). От *T. laxmannii* отличается значительно более широкими пластинками срединных листьев, меньшим расстоянием между соцветиями. От *T. latifolia* более длинным (относительно женского соцветия) тычиночным соцветием (Мавродиев, 1999).

Морфологические параметры *T.* × *smirnovii* с территории ВКК, также как и у рогоза сизого, варьируют в широких пределах. Так, высота репродуктивных побегов составляет от 0,89 до 2,15 м, в среднем 1,43 м, количество листьев 4-12, ширина листовой пластинки срединного листа от 0,7 до 2,1 см (табл. 13; прил. 1., рис. 9). Пестичная часть соцветия овальной формы, тёмно-коричневого цвета, её длина может быть небольшой, как у *T. laxmannii* Lepechin, или довольно значительной, как у *T. latifolia*. Согласно полученным нами данным, длина пестичной части соцветия рогоза Смирнова варьирует от 3,6 до 23,5 см (32,0 см), среднее значение 12,3 см, толщина – от 0,5 до 3,0 см. Длина тычиночной части соцветия также довольно изменчива и колеблется в пределах 4,3-20,0 (28,5) см, толщина во время цветения составляет 0,6-2,0 см. Промежуток между частями соцветия составляет 0-5,5 см. Характерной особенностью растений этого вида является удлиненное тычиночное соцветие, которое может до 1,5 раз превышать длину пестичного соцветия (Капитонова, Дюкина, 2006). Пыльца практически полностью стерильная, по составу и размеру очень разнородная, как и у *T.* × *glauca*, представлена всеми возможными формами: помимо тетрад и монад, встречаются диады и триады (Мавродиев, 2000).

Биол. Прорастание надземное. Цветет в первой половине июня (Мавродиев, 2000).

Экол. Встречается по разнообразным, как правило, антропогенно нарушенным местообитаниям, нередко в смеси с родительскими видами. За счёт активного вегетативного размножения способен образовывать монодоминантые сообщества. На территории ВКК этот вид, вероятно, следует отнести к эксплерент-патиентной фитоценотической стратегии (RS-стратегия).

Таблица 13. Среднестатистические показатели морфометрических параметров *Typha* × *smirnovii*

Параметры	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
H (м)	37	1,43±0,06	0,89-2,15	0,36	25,17
n (шт)	271	7,32±0,31	4-12	1,87	25,55
s (мм)	111	13,32±0,48	7,00-21,00	3,31	24,85
L_f (см)	37	12,30±0,89	3,60-32,00	5,39	43,82
d_f (мм)	37	19,70±0,97	5,00-30,00	5,90	29,95
L_m (см)	37	11,52±0,83	4,30-28,50	4,69	40,71
d_m (мм)	12	11,29±1,16	6,50-20,00	4,01	35,52
r (мм)	37	7,73±1,23	0-32,00	7,48	96,77

4.3. Хорологическая и экотопическая характеристика видов рода *Typha* на территории ВКК

Анализ полученных нами материалов позволяет отразить достаточно полную картину распространения 9 выявленных на территории ВКК таксонов рода *Typha* и дать характеристику их экотопических особенностей.

4.3.1. *Typha intermedia*

Первые находки *T. intermedia* в ВКК были сделаны в Удмуртской Республике в 2002 г. на мелководье Воткинского пруда (г. Воткинск) (Капитонова, Мельников, 2003) и в Алнашском районе у д. Новый Утчан на берегу р. Варали (Капитонова, Папченков, 2003). Впоследствии данный вид обнаружен в ряде административных районов Удмуртской Республики (прил. 2, рис. 2). В Шарканском районе он был найден в придорожной луже у д. Верхняя Сюрзя и на берегу Росовского пруда (с. Шаркан), в Игринском районе – в окрестностях д. Загребино и в окрестностях п. Факел на заболоченном участке у дороги, в Якшур-Бодьинском районе – на берегу Куненгурдского пруда, в г. Воткинск во временном водоёме у объездной дороги и на берегу р. Вотка, также рогоз промежуточный был отмечен в Юкаменском, Увинском, Алнашском, Каракулинском районах. Имеются находки этого вида и на территории г. Ижевска и Завьяловского района Удмуртии (дд. Верхний Люк, Люк, Новый Сентег, Пирогово). Впервые рогоз промежуточный указан для Республики Башкортостан, где он был найден на мелководье

сбросного канала Кармановской ГРЭС (Янаульский район), Республики Татарстан – на берегу Нижнекамского водохранилища (Менделеевский район) и Кировской области (Унининский район) (Капитонова и др., 2006), а также в г. Сосновка.

По нашему мнению, *T. intermedia* на территории ВКК не является редким видом. Экотопически он сходен с рогозом широколистным, нередко встречается в пределах его сообществ, занимая обычно периферийные участки ценозов. Данный вид тяготеет к трансформированным и искусственным местообитаниям, произрастая в канавах вдоль дорог, в эфемерных, запруженных водоёмах, на мелководьях искусственных водоемов, на других нарушенных обводненных участках (рис. 1; табл. 14). Формирование больших зарослей растениями этого вида в пределах исследованного региона нами не отмечалось.

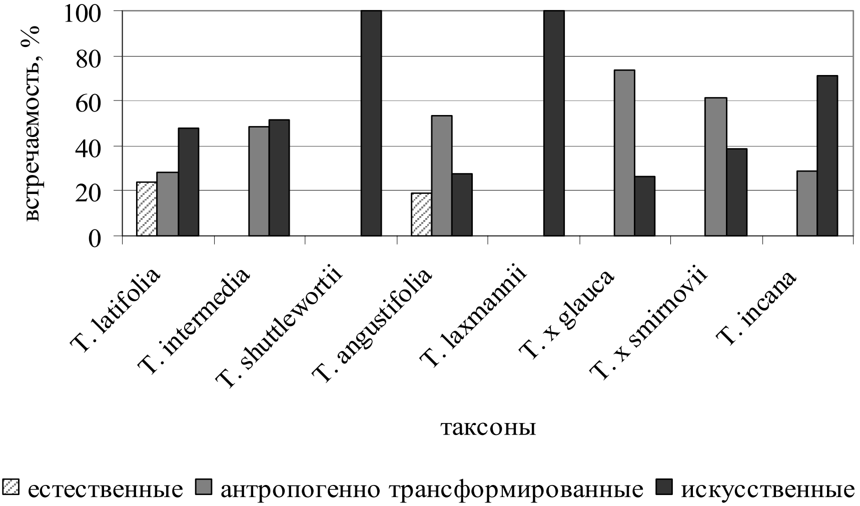


Рис. 1. Частота встречаемости видов рогозов в группах экотопов по степени их трансформированности.

Таблица 14. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha intermedia*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил												
	Глина												
	Песок												
0,05-0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

4.3.2. *Typha shuttleworthii*

Популяции рогоза Шутлеворта были найдены на территории Удмуртской Республики (Алнашский район и г. Ижевск) и Республики Татарстан (Менделеевский район) (Капитонова и др., 2008) (прил. 2, рис. 3). Ранее для ВКК данный таксон не отмечался.

В пределах рассматриваемого региона *T. shuttleworthii* встречается исключительно на вторичных местообитаниях, представленных мелководьями и пересохшими участками небольших искусственных водоёмов и водотоков (табл. 15). Несмотря на характерные особенности мест обитания этого вида, он не рассматривается нами в качестве синантропного (Дюкина, Капитонова, 2006), в виду крайней редкости его находок и низкой конкурентоспособности.

4.3.3. *Typha incana*

Рогоз седой, описанный с территории УР (Капитонова, Дюкина, 2008), отмечен для Камбарского, Алнашского, Глазовского, Каракулинского, Ярского, Завьяловского, Воткинского районов Удмуртии, также его произрастание отмечено нами на Кармановском водохранилище в

Таблица 15. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha shuttleworthii*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные					Искусственные		
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил						■						
	Глина												■
	Песок												
0,05-0,2	Ил						■						
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

Таблица 16. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha incana*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья во-	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил												
	Глина											■	
	Песок						■				■		
0,05-0,2	Ил							■					
	Глина												
	Песок											■	
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

Янаульском районе Республики Башкортостан (прил. 2, рис. 4). Занимаемые данным видом биотопы во всех известных к настоящему времени местах его находок можно охарактеризовать как вторичные: придорожные канавы, мелководья прудов, карьеры (рис. 1; табл. 16).

Этот вид, как и рогоз промежуточный, осваивает обводнённые экотопы на начальных стадиях сукцессионной серии, впоследствии замещаясь другими видами. Рогоз седой на территории ВКК имеет невысокую конкурентоспособность. Так, одна из популяций *T. incana,* занимавшая первоначально площадь около 500 м^2, спустя 2 года после начала наблюдений практически была вытеснена ольхой чёрной (*Alnus glutinosa*), образовавшей плотные сомкнутые заросли.

Таблица 17. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha elata*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил												
	Глина										■	■	
	Песок										■	■	
	Гравий										■		
0,05-0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

4.3.4. *Typha elata*

Сборы рогоза высокого с территории ВКК были сделаны лишь в последние годы. Принадлежность их к данному виду была подтверждена Е.В. Мавродиевым в 2011 г. Хотя имеющиеся на сегодняшний день данные о распространении этого вида в ВКК довольно скудны, тем не

менее, можно предполагать о весьма широком его распространении в регионе. Пока достоверные сведения о произрастании этого вида имеются для городов Глазов и Ижевск, Игринского района УР (окр. с. Зура), Воткинского района УР (окр. пос. Новый и Волковский), Унинского района Кировской обл. (д. Ключи) (прил. 2, рис. 5). Все указанные находки были сделаны в антропогенных местообитаниях, преимущественно на грунтах легкого механического состава (обводненные песчаные и гравийные карьеры, канавы, мелиоративные каналы) (табл. 17).

4.3.5. *Typha elatior*

Так же, как и предыдущий вид, *T. elatior* впервые собран на территории ВКК лишь недавно, летом 2011 г., на берегу старицы р. Белой в Актанышском районе Татарстана (прил. 2, рис. 7). Скудные данные не позволяют пока установить картину распространения этого вида в регионе. Возможно, он, как и *T. laxmannii*, являясь в основном южным видом, способен распространяться к северу по антропогенно нарушенным экотопам, закрепляясь также и в экотопах, близких к естественным (табл. 18). Необходимы дальнейшие поиски вида в природе для формирования представления о его статусе в пределах ВКК.

Таблица 18. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha elatior*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные					Искусственные		
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные бо-	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил												
	Глина		■										
	Песок												
0,05-0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

4.3.6. *Typha laxmannii*

T. laxmannii на исследованной территории считается редким заносным видом, поэтому практически все его находки связаны со вторичными местообитаниями (табл. 19). Впервые для Удмуртии он был отмечен О.А. Капитоновой (1999), указавшей на его произрастание в г. Ижевск. Кроме того, известно о находках рогоза Лаксмана в Сарапульском районе в окрестностях с. Тарасово (Шадрин, 2001), в окрестностях г. Глазов (Капитонова, 2002), причем последняя является самым северным местонахождением вида в пределах ВКК. Рогоз Лаксмана известен также с Алнашского района УР (окр. дд. Муважи и Верхний Утчан) (Капитонова, Дюкина, 2005), с Каракулинского района УР (Капитонова, Дюкина, 2006), с Воткинского района УР (окр. п. Волковский). По устному сообщению А.Н. Пузырёва этот вид произрастает в Вавожском районе УР (п. Какмож), в Камбарском и Завьяловском районах, в Можгинском районе у ж/д станции «Можга» около станционных путей на строительных материалах, на р. Сюгинка, в окрестностях завода «Свет» (г. Можга), в г. Ижевск на ж/д станции «Карлутка», у завода «Буммаш», на ж/д станции «Ижевск» и на территории асфальто-бетонного завода.

Таблица 19. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha laxmannii*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил												
	Глина												
	Песок								■		■	■	
	Гравий											■	
0,05-0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

Произрастание рогоза Лаксмана впервые отмечено нами для Кировской области, где он был обнаружен на обводнённой ж/д насыпи в г. Сосновка (прил. 2, рис. 7). Также произрастание вида отмечено в Республике Татарстан (Бакин, Ситников, 2005) и Пермском крае (Овёснов, 1997). Рогоз Лаксама экотопически приурочен к аллювиальным наносам рек, но его находки в ВКК показали, что в рассматриваемом регионе он преимущественно произрастает на трансформированных и искусственных экотопах, включая привозные строительные материалы – гравий и песок. Этот вид может встречаться также и в составе естественных сообществ макрофитов в пойменных экосистемах на юге региона. Участие этого лесостепного вида в формировании сообществ прибрежно-водных растений на юге лесной зоны может отражать общую тенденцию развития флоры данного региона и рассматриваться как пример расширения естественных ареалов южных видов к северу с использованием ими удобных миграционных коридоров, к которым, в частности, относятся долины крупных рек.

4.3.7. *Typha × glauca*

T. × glauca является спорадически встречающимся в пределах ВКК видом. Первая находка рогоза сизого в рассматриваемом регионе была сделана в 2002 г. в г. Ижевске на небольшом водоёме в пойме р. Позимь (Капитонова, Папченков, 2003). Впоследствии данный вид был обнаружен ещё в ряде городов и районов Удмуртской Республики: в Шарканском, Завьяловском, Мало-Пургинском, Воткинском районах, в Алнашском и Каракулинском районах на берегу Нижнекамского водохранилища, в окрестностях г. Глазов, в г. Ижевск на мелководье Ижевского пруда и на железнодорожной станции «Позимь», в г. Воткинск на берегу Воткинского пруда. Произрастание данного вида отмечено на территории Республики Башкотостан (Кармановское водохранилище), в Кировской области в г. Сосновка (Вятско-Полянский район) и в Унинском районе (Капитонова и др., 2006) (прил. 2, рис. 8). Во всех местонахождениях в непосредственной близости от популяций рогоза сизого произрастали сообщества с доминированием *T. latifolia* и *T. angustifolia*. По нашим наблюдениям, наиболее предпочтительными местами обитания *T. × glauca* являются нарушенные берега ручьёв и небольших рек, искусственные водные объекты, встречается он также и в эфемерных водоёмах, на зарастающих мелководьях прудов (табл. 20).

Т а б л и ц а 2 0. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha* × *glauca*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил						■	■		■			
	Глина												
	Песок						■	■			■	■	
0,05-0,2	Ил					■		■					■
	Глина												
	Песок					■							
> 0,2	Ил					■				■			
	Глина												
	Песок												

4.3.8. *Typha* × *smirnovii*

Другой гибридогенный таксон – *T.* × *smirnovii* – впервые в ВКК был найден в 2002 г. в г. Ижевск и в Сюмсинском районе УР (Капитонова, Папченков, 2003). Впоследствии этот вид был отмечен в тех же административных районах, что и *T.* × *glauca*. Один из его родительских видов – *T. laxmannii*, является адвентивным для ВКК таксоном, распространённым преимущественно в южных районах. Видимо, этим можно объяснить то обстоятельство, что *T.* × *smirnovii* несколько чаще встречается именно в южной части региона. Так, его произрастание отмечено в окрестностях ряда населённых пунктов Алнашского района УР (дд. Варали, Юмьяшур, Верхний Утчан, Байтеряково). Также он был найден в некоторых центральных и северных районах УР: Шарканском, Воткинском, Глазовском районах, в городах Ижевск и Воткинск. Например, в с. Шаркан рогоз Смирнова был отмечен как обычный представитель сообществ зарастающих берегов пруда, произрастая совместно с *T. angustifolia* и другими гелофитами. В г. Воткинск он был встречен в противопожарном водоёме у автозаправочной станции на объездной дороге. Произрастание этого вида отмечено и для Кировской

области (Унинский район), где его популяции также были связаны с трансформированными и искусственными экотопами (Капитонова и др., 2006) (прил. 2, рис. 9).

Проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что рогоз Смирнова является спорадически встречающимся в ВКК таксоном. Он произрастает по разнообразным, как правило, антропогенно нарушенным местообитаниям (прибрежья прудов, влажные обочины дорог, сырые нарушенные поймы и др.) (табл. 21), нередко в смеси с родительскими видами. В ряде мест были отмечены и монодоминантные сообщества рогоза Смирнова, активно размножающегося вегетативным способом. По-видимому, он более адаптирован к антропогенному влиянию, чем рогоз Лаксмана, и способен произрастать в большем диапазоне воздействия экологических факторов, что и определяет его достаточно широкое распространение в регионе. Вместе с тем, он менее конкурентоспособен по сравнению с рогозом широколистным, в связи с чем нередко оттесняется последним на периферийные участки совместных ценозов, а также в менее благоприятные экотопы, характеризующиеся, например, меньшей увлажненностью субстрата.

Таблица 21. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha* × *smirnovii*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил						■		■				
	Глина											■	
	Песок								■			■	
0,05-0,2	Ил						■						
	Глина												
	Песок												
> 0,2	Ил												
	Глина												
	Песок												

Важно заметить, что гибридные растения занимают обычно свободные экологические ниши, образующиеся при антропогенном нарушении естественных сообществ, и часто вытесняют родительские виды, образуя при этом монодоминантные заросли за счёт интенсивного вегетативного размножения. Это характерно как для *T.* × *glauca,* так и для *T.* × *smirnovii*, что особо подчёркивал Е.В. Мавродиев (2000), автор описания последнего таксона.

4.3.9. *Typha angustifolia*

Следующие два вида рогозов – *T. latifolia* и *T. angustifolia* – являются обычными для Вятско-Камского края (Овёснов, 1997; Сосудистые растения Татарстана, 2000; Баранова, 2002; Тарасова, 2007). Тем не менее, рогоз узколистный встречается реже, чем рогоз широколистный (прил. 2, рис. 6).

Таблица 22. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha angustifolia*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил	■				■	■			■			
	Глина					■	■					■	
	Песок					■	■					■	
0,05-0,2	Ил	■	■			■				■		■	
	Глина	■						■				■	
	Песок					■		■			■	■	
> 0,2	Ил		■			■	■	■		■		■	
	Глина					■	■	■					
	Песок										■		

Рогоз узколистный экотопически привязан к озерным экосистемам и заселяет в регионе преимущественно прибрежные зоны водохранилищ и прудов. Известны находки этого вида также и в запруженных реках, эфемерных водоёмах вдоль дорог, обводненных карьерах, копанях (рис. 1; табл. 22).

4.3.10. *Typha latifolia*

Рогоз широколистный, по сравнению с предыдущим видом, характеризуется более широкой экологической амплитудой и может активно заселять любые антропогенно изменённые и искусственные аквальные местообитания. Встречается он и в составе естественных биоценозов – на речных и озерных мелководьях, низинных болотах. Чаще всего находки *T. latifolia* в ВКК связаны с придорожными лужами, обводнёнными поймами рек, мелиоративными канавами, заболачивающимися мелководьями водоёмов (прил. 2, рис. 1; табл. 23).

Таблица 23. Структура мезо- и микроэкотопов *Typha latifolia*

Глубина (м)	Гранулометрический состав донных отложений	Естественные				Антропогенно трансформированные				Искусственные			
		Ручьи, реки	Старицы	Лесные озёра	Мочажины болот	Мелководья водохранилищ	Запруженные реки	Трансформированные болота	Нарушенные русла рек	Копани	Карьеры	Эфемерные водоёмы	Каналы
0-0,05	Ил	■	■		■		■	■					
	Глина	■					■	■			■	■	
	Песок	■				■	■	■			■	■	
0,05-0,2	Ил	■	■		■	■	■	■		■			
	Глина						■			■		■	
	Песок						■	■			■	■	
> 0,2	Ил			■	■	■	■	■		■			
	Глина						■					■	
	Песок									■			

4.4. Адаптациогенез рогозов к антропогенным местообитаниям

Исторически образование и эволюция рогозов происходили на периферийных участках водоёмов в экологически нестабильных условиях, что, очевидно, способствовало их адаптации к жизни на постоянно нарушаемых биотопах, к которым, в том числе, относятся и антропогенные местообитания. Это явилось одной из основных причин активного заселения ими аквальных экотопов в антропогенно трансформированных ландшафтах. Данные участки могут подвергаться сильным механическим изменениям, резким колебаниям температуры и увлажнения, что не благоприятствует выживанию многих видов с узкой экологической валентностью и низкой толерантностью к действию экзогенных факторов, включая антропогенные. Кроме того, рогозы в биоморфологическом отношении по степени адаптации к водной среде относятся к полупогруженным формам и представляют непосредственный результат «давления жизни», обусловившей их экологическую экспансию (Кузьмичев, 1992; Краснова, 1999). Заселяя освободившиеся экологические ниши, рогозы выступают в роли активных ценозообразователей, причём они доминируют как в надземном, так и подземном ярусе. Активное заселение рогозами трансформированных и искусственных экотопов позволяет отнести все известные на сегодняшний день в ВКК виды (кроме *T. shuttleworthii* и, по крайней мере пока, *T. elatior*) к синантропным.

Согласно результатам экотопического анализа заросли рогозов широколистного, промежуточного, высокого, седого и Лаксмана на территории Вятско-Камского края чаще всего встречаются на искусственных экотопах, в основном в придорожных лужах, обводненных карьерах и канавах. Это связано с тем, что данные виды являются пионерами зарастания нарушенных территорий и широко расселяются на изменённых экотопах, но при изменении условий обводнения в сторону недостатка влаги они могут выпадать из состава ценозов. Стоит также отметить, что плотность зарослей в подобных местообитаниях обычно бывает довольно низкой, что, по-видимому, связано с влиянием специфических абиотических факторов. Популяции *T. angustifolia*, *T.* × *glauca* и *T.* × *smirnovii* чаще встречаются на антропогенно трансформированных местообитаниях. К этой категории преимущественно относятся экотопы с большой глубиной воды и нестабильным уровнем увлажнения, что позволяет данным таксонам не

только временно поселяться на них, но и, благодаря высокой толерантности к фактору увлажнения, длительное время удерживать захваченные позиции.

Известно, что в критических ситуациях, в условиях влияния экологических факторов, приближающихся к крайним значениям толерантности организма по отношению к данным факторам, расширяются возможности гибридизации таксонов (Грант, 1980; Grant, 1981; Цвелёв, 1992, 2000а). Подобные условия могут формироваться как в природных условиях (например, в горах), так и в антропогенно измененных местообитаниях. В последнем случае, помимо влияния комплекса специфических экологических факторов, имеет место еще и регулярное нарушение местообитаний хозяйственной деятельностью человека, что влечет за собой появление свободных экологических ниш, неизбежно заполняющихся эксплерентами (Миркин, Наумова, 1998), согласно правилу обязательности заполнения экологических ниш (Реймерс, 1994). Этим можно объяснить преимущественное произрастание на вторичных местообитаниях не только рогозовых гибридов, но и подавляющего числа остальных видовых таксонов рода *Typha,* генетически адаптированных к периодически нарушаемым экотопам.

4.5. Фитоценотическая характеристика рогозов ВКК

Сообщества рогозов в силу их видоспецифичности, как правило, являются монодоминантными. В исследованных нами рогозовых ценозах общее проективное покрытие составляло 40-100%, в большинстве случаев больше 60%. Для сообществ с доминированием рогозов характерно небольшое видовое разнообразие, которое обычно представлено 5-7 видами гигро-, гело-, и гидрофитов, реже мезофитов. В некоторых случаях 2-3 вида или гибрида рогозов произрастали в фитоценозе совместно, при этом один из них являлся доминантом. В качестве субдоминантов или сопутствующих видов в сообществах, как правило, выступают *Alisma plantago-aquatica* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Epilobium hirsutum* L., *Equisetum palustre* L., реже *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, *Carex acuta* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Stend, для зарослей *T. angustifolia* на глубине 0,1-0,7 м характерны *Lemna minor* L., *Spirodela polyrhiza* L., *Scirpus lacustris* L.

На основе выполненных геоботанических описаний составлена классификационная система синтаксонов с доминированием представителей рода *Typha.* При этом был использован доминантно-

детерминантный подход (Папченков, 2001), названия синтаксонов даны в традициях доминантной системы.

Тип растительности – Водная (Aquiphytosa).

Группа классов – Прибрежно-водная растительность (Aquiherbosa vadosa).

Класс формаций – Воздушно-водная (гелофитная) растительность (Aquiherbosa helophyta).

Группа формаций высокотравных гелофитов – Aquiherbosa helophyta procera.

1. Формация рогоза широколистного – Typheta latifoliae.

Сообщества с доминированием рогоза широколистного, как самого политопного вида из рассматриваемой группы, были наиболее богаты как типично водными и прибрежно-водными растениями, так и заходящими в воду береговыми видами. В целом для его ценозов было отмечено 90 видов растений различных экологических групп. На рассматриваемой территории выделено 7 ассоциаций, относящихся к данной формации (прил. 3, табл. 1).

1) Typhetum latifoliae.

Ассоциация характерна для искусственных экотопов (канавы, придорожные лужи) с нестабильными условиями увлажнения, с глинистыми, суглинистыми, илистыми, иногда илисто-песчаными грунтами. Общее проективное покрытие колеблется в пределах 40-90 %. К рогозу широколистному могут примешиваться некоторые гидрофиты (*Lemna minor*) и гелофиты (*Alisma plantago-aquatica, Sparganium microcarpum, Phragmites australis, Typha intermedia*) с проективным покрытием от 5 до 20 %.

2) Lemno-Typhetum latifoliae.

Видовое разнообразие данной ассоциации в целом выше по сравнению с предыдущей и в общей сложности насчитывает 14 видов. Кроме гидро- и гелофитов в сообществах данной ассоциации произрастают и гигрофиты, хотя их проективное покрытие редко превышает 5-10%. Для этой ассоциации характерен почти сплошной ковер из рясковых на поверхности воды, отчего общее проективное покрытие, как правило, довольно высоко – 80-90 %. Часто сообщества этой ассоциации формируются в условиях значительного антропогенного воздействия, которое, с одной стороны, приводит к снижению в ценозах доли водных растений, а с другой – способствует проникновению в сообщества береговых видов.

3) Alismo plantago-aquaticae-Typhetum latifoliae.

Сообщества ассоциации встречаются на искусственных и антропогенно трансформированных экотопах на глубине до 10 см. Во втором ярусе доминирует *Alisma plantago-aquatica*, довольно обычным является наличие некоторого количества гигрофитов. Ассоциация распадается на два варианта – A.p.a.-T.l. var. typicum и A.p.a.-T.l. var. Lemna minor-Spirodela. Второй вариант отличается от первого наличием сплошного ковра из рясковых и общим проективным покрытием, достигающим 100 %. Общее количество видов в сообществах данной ассоциации не превышает 10.

4) Scirpeto sylvatici-Typhetum latifoliae.

Сообщества данной ассоциации встречаются на искусственных и антропогенно трансформированных участках с илистыми, суглинистыми и супесчаными грунтами на переувлажненных местообитаниях и в воде на глубине до 10 см. Сообщества с подобным соотношением видов формируются в местах контакта зарослей *Scirpus sylvaticus* и *T. latifolia* на пологих береговых склонах водоемов и водотоков и отличаются низким видовым разнообразием – 2-3 вида из числа гигрогелофитов и гигрофитов. В целом в составе сообществ ассоциации отмечено произрастание 7 видов.

5) Equiseto fluviatilis-Typhetum latifoliae.

Довольно распространенная в регионе ассоциация, в пределах которой отмечено произрастание 9 видов, в основном гелофитов, изредка могут присутствовать и гигрофиты. Сообщества ассоциации характерны для заболачивающихся прибрежий с илистыми или илисто-грубодетритными грунтами. Общее проективное покрытие составляет 80-100 %, причем обилие обоих доминирующих видов – *Typha latifolia* и *Equisetum fluviatile* – примерно одинаково.

6) Phragmiteto australis-Typhetum latifoliae.

Сообщества данной ассоциации формируются на глубине 20-50 см и характеризуются невысоким видовым разнообразием. Доминанты сообществ – рогоз широколистный и тростник южный – формируют довольно плотные заросли с общим проективным покрытием 90 %. Имеется небольшое количество ряски малой в ярусе плавающих трав.

7) Heteroherboso-Typhetum latifoliae.

Эта ассоциация отличается богатым флористическим составом: всего отмечено 82 вида. Сообщества ассоциации чаще всего встречаются на антропогенно трансформированных экотопах с резкими коле-

баниями уровня воды в пределах от 0 до 40 см. На глубине до 10 см изредка встречаются *T. intermedia* и *T. angustifolia* с невысоким обилием. К часто встречающимся в составе сообществ ассоциации видам относятся *Alisma plantago-aquatica, Lemna minor*, *Elodea canadensis, Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris, Phalaroides arundinacea.*

2. Формация рогоза промежуточного – Typheta intermediae.

T. intermedia часто произрастает как содоминант в сообществах различных видов прибрежно-водных растений, иногда в виде узкой каймы по краю зарослей *T. latifolia* и *T. angustifolia*. Изредка этот вид встречается в виде небольших зарослей на переувлажнённом грунте или в небольших временных водоёмах. Обширных зарослей рогоза промежуточного мы не наблюдали. В таких сообществах встречается более 20 видов растений в основном из числа гигрофитов, реже – гелофитов и гидрофитов. Нами выделено 3 ассоциации, относящиеся к данной формации (прил. 3, табл. 2).

8) Typhetum intermediae.

Все сообщества данной ассоциации связаны с нарушенными местообитаниями с глинистыми, песчаными или илистыми грунтами. Общее проективное покрытие, как правило, не высоко. Флористический состав включает более 20 видов. К доминанту сообщества примешиваются в основном гигрофиты, иногда – гидрофиты (*Lemna minor*) и гелофиты (*T. angustifolia, T. latifolia, Phragmites australis*) с обилием не выше 10 %.

9) Alismo plantago-aquaticae-Typhetum intermediae.

От предыдущей ассоциации отличается наличием в нижнем ярусе надводных трав частухи подорожниковой. В местообитаниях со стабильным уровнем воды кроме того присутствуют *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*. Всего в ценозах данной ассоциации отмечено 10 видов. ОПП колеблется в пределах от 30 до 100 %, в среднем составляя около 65 %, как и в предыдущей ассоциации. Сообщества ассоциации встречается на глубине 0-15 см на грунтах с различным гранулометрическим составом (илистый, суглинистый, песчаный).

10) Scirpeto sylvatici-Typhetum intermediae.

Содоминантом в сообществах данной ассоциации выступает *Scirpus sylvaticus*. В остальном ассоциация напоминает предыдущую. Формируется на переувлажненных грунтах, либо в воде на небольшой глубине в местах контакта зарослей камыша лесного и рогоза.

3 . Формация рогоза Шутлеворта – Typheta shuttleworthii.

Сообщества с доминированием рогоза Шутлеворта в рассматриваемом регионе редки. Исследованные нами ценозы в основном были довольно плотные, соотношение генеративных и вегетативных побегов составляло 1:1. Общее количество видов в сообществах невелико и составляет 9, причем сопутствующие виды, как правило, не обильны, лишь *Eleocharis palustris* в некоторых ценозах может иметь обилие около 40 %. К данной формации относится одна ассоциация.

11) Typhetum shuttleworthii.

В ассоциации ассектаторами являются *Eleocharis palustris*, *Spirodela polyrhiza, Lemna minor*. С невысоким обилием могут присутствовать *T. latifolia*, *T. angustifolia.* Сообщества ассоциации встречаются на глубине 0-0,2 м на илистом грунте (прил. 3, табл. 3).

4. Формация рогоза седого – Typheta incanae.

Популяции *T. incana* представлены обычно разреженными зарослями с небольшим количеством генеративных побегов. Наибольшей встречаемостью в сообществах рогоза седого отличаются *Alisma plantago-aquatica*, *Scirpus sylvaticus*, *Epilobium hirsutum*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, общее количество сопутствующих видов около 20. В пределах формации нами выделено 3 ассоциации (прил. 3, табл. 3).

12) Typhetum incanae.

Кроме рогоза седого в сообществах данной ассоциации часто встречаются *T. angustifolia, Alisma plantago-aquatica*, *Epilobium hirsutum*, *Spirodela polyrhiza*. Сообщества формируют негустой травостой, ОПП которых составляет 40-70 %. Они приурочены, как правило, к небольшим глубинам – от 0 до 20 см, встречаются в антропогенно трансформированных экотопах с грунтами различного гранулометрического состава.

13) Lemno-Typhetum incanae.

Данная ассоциации от предыдущей отличается тем, что сообщества формируются в воде на глубине около 20 см и в ярусе плавающих трав обильно представлены рясковые (*L. minor*, *S. polyrhiza*), за счет которых ОПП травостоя достигает 100 %. В сообществах с невысоким участием могут быть представлены прибрежно-водные растения: *T. latifolia*, *Epilobium hirsutum, Bidens tripartita*.

14) Alismo plantago-aqaticae-Typhetum incanae.

Сообщества данной ассоциации отличаются от предыдущих выраженным участием в формировании травостоя частухи подорожниковой с обилием до 40 %. Особенностью ассоциации является также до-

вольно богатый видовой состав: всего в сообществах ассоциации отмечено произрастание 18 видов в основном из числа заходящих в воду береговых растений. ОПП довольно высоко и колеблется в пределах от 60 до 95 %. Сообщества приурочены исключительно к трансформированным местообитаниям.

5. Формация рогоза высокого – Typheta elatae.

Изученные нами немногочисленные сообщества с доминированием *T. elata*, как правило, занимали небольшие площади на сыром грунте либо на небольшой глубине в воде. Число сопутствующих видов более 25, в основном ими являлись *Alisma plantago-aquatica, Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Equisetum fluviatile* L., *Juncus articulatus* L., а также проростки *Salix triandra* L., *S. cinerea* L., что указывает на формирование ценозов *T. elata* на начальных стадиях сукцессионных серий. Нами выделена одна ассоциация, входящая в данную формацию (прил. 3, табл. 3).

15) Typhetum elatae.

Все описанные сообщества связаны исключительно с искусственными и трансформированными местообитаниями: обводненными карьерами, канавами и лужами вдоль дорог. В сообществах с высоким постоянством отмечено произрастание *A. plantago-aquatica, Phalaroides arundinacea, J. articulatus.* Большая часть сопутствующих видов – гигрофиты, встречающиеся в составе сообществ с невысоким обилием – от 5 до 20%.

6. Формация рогоза узколистного – Typheta angustifoliae.

Сообщества *T. angustifolia* весьма разнообразны, в общей сложности в них насчитывается около 65 видов растений, но наибольшей встречаемостью отличаются плавающие гидрофиты из семейства Lemnaceae, а также *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Cicuta virosa* L., *Solanum dulcamara* L., *Eleocharis palustris*, *Equisetum palustre*. В составе формации нами выделено 9 ассоциаций (прил. 3, табл. 4).

16) Typhetum angustifoliae.

Чистые заросли *Typha angustifolia* встречаются в естественных и антропогенно трансформированных экотопах (мелководья водохранилищ, пруды, карьеры, лужи вдоль дорог) на илистых или илисто-песчаных грунтах. В такой ассоциации изредка встречаются *T. latifolia, T. intermedia, T.* × *glauca*. С невысоким обилием в состав сообществ могут входить более 20 видов из числа гидро-, гело-, гигроге-

ло- и гигрофитов. Сообщества довольно широко распространены на рассматриваемой территории.

17) Typhetum latifoliae-angustifoliae.

Сообщества данной ассоциации отличаются от предыдущей весомым участием в сложении травостоя рогоза широколистного, доля которого может составлять от 20 до 40 %. Сообщества также богаты видами водной и прибрежно-водной флоры, ОПП довольно высоко и может достигать 90%.

18) Phragmiteto australis-Typhetum angustifoliae.

В качестве субдоминанта, а в некоторых случаях и содоминанта в сообществах данной ассоциации выступает *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Сообщества ассоциации располагаются на глубине 0,3-0,7 м на грунтах с преобладанием илистой фракции. В экотопах со стабильным уровнем воды в состав сообществ входят свободно плавающие гидрофиты (*Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*). С умеренным постоянством в сообществах встречаются *Scirpus lacustris* и *Equisetum palustre*. Всего в ценозах данной ассоциации отмечено произрастание 18 видов.

19) Elodeeto canadensis-Typhetum angustifoliae.

Отмечено произрастание лишь 2 видов, причем элодея формирует подводные заросли с обилием до 40 %. Сообщество зарегистрировано в воде на глубине до 30 см, в мелиоративном коллекторе.

20) Agrostio stoloniferi-Typhetum angustifoliae.

Описано одно сообщество данной ассоциации, произрастающее в обводненном понижении у дороги, на глубине 10-15 см. Рогоз узколистный образует плотные заросли с проективным покрытием около 80 %. В составе ценоза второй ярус образован густыми зарослями полевицы побегообразующей, с невысоким обилием встречаются также *Eleocharis palustris* и *Alisma plantago-aquatica*.

21) Thelypterio-Typhetum angustifoliae.

Сообщества данной ассоциации экотопически связаны с озерными экосистемами и формируются по заболачивающимся прибрежьям крупных водоемов, включая пруды и водохранилища, и краям сплавин. Первый ярус образован рогозом с проективным покрытием около 50-60 %, во втором ярусе с обилием 40-50 % произрастает *Thelypteris palustris* Schott. В сообществах ассоциации единично могут встречаться и другие озерные виды, в основном из группы гигрогелофитов (*Cicuta virosa* L., *Lythrum salicaria* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.)

Reichenb., *Phragmites australis, Ranunculus lingua* L., *Solanum dulcamara* L.).

22) Alismo plantago-aquaticae-Typhetum angustifolia.

В ценозах данной ассоциации субдоминантом выступает *Alisma plantago-aquatica*. Кроме того, во втором ярусе с разным обилием могут встречаться *Eleocharis palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Equisetum palustre.* Ассоциация распадается на два варианта: A.p.-aq.-T.a. var. typicum и A.p.-aq.-T.a. var. Lemna minor-Spirodela. Второй вариант отличается от первого наличием яруса плавающих трав, образованного ряской малой и многокоренником.

23) Lemno-Typhetum angustifoliae.

Сообщества данной ассоциации встречаются в естественных местообитаниях и на антропогенно трансформированных экотопах с илистыми грунтами. С высоким обилием и постоянством в этих ассоциациях на глубинах от 5 до 70 см встречаются *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*, изредка – *Lemna trisulca* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Hydrocharis morsus-ranae*. На небольших глубинах присутствуют также *Butomus umbellatus* L., *Eleocharis palustris*, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Equisetum fluviatile* L., *Calla palustris* L. и др. Всего в составе ассоциации отмечено произрастание 16 видов.

24) Heteroherboso-Typhetum angustifoliae.

Сообщества ассоциации развиваются на небольшой глубине (до 20 см), неизменно на трансформированных экотопах. ОПП составляет от 50 до 95 %. Обилие рогоза узколистного изменяется от 40 до 80 %. Для сообществ характерен разнообразный состав ассектаторных видов, доля которых не превышает 1-5 %. Всего в составе ассоциации отмечено произрастание 29 видов различных экологических групп (от гидрофитов до гигромезофитов).

7. Формация Рогоза Лаксмана – Typheta laxmannii.

Сообщества, формируемые рогозом Лаксмана, отличаются невысокими показателями обилия-покрытия (50-60 %) и обитанием на переувлажненных грунтах или в воде на небольшой глубине, в силу чего сопутствующими видами часто являются гигрофиты. Характерным является также небольшое количество репродуктивных побегов в популяциях *T. laxmannii*. В составе формации нами выделена одна ассоциация (прил. 3, табл. 3).

25) Ассоциация Typhetum laxmannii.

Сообщества небольшие по размерам, располагаются на вторичных местообитаниях (в основном, придорожные лужи), на грунтах легкого механического состава. Сопутствующими видами являются гигрофиты (*Juncus bufonius* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Epilobium palustre* L.), на обводнённых участках встречаются *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza.* Всего в составе сообществ отмечено произрастание 8 видов макрофитов.

8. Формация рогоза сизого – Typheta × glaucae.

Рогоз сизый в совместных ценозах с рогозом узколистным или рогозом широколистным чаще всего выступает в роли эдификатора. Сообщества располагаются на разных глубинах (от 0 до 80 см), в основном на илистых или песчаных грунтах, чаще всего в стоячей воде, реже – в проточной. Экотопологически ценозы связаны с антропогенно изменёнными местообитаниями, иногда – с искусственными. Как правило, сообщества формируют довольно густой травостой, с ОПП до 80-100 %, реже заросли разрежены, с ОПП около 30 %. Вторичный характер местообитаний сообществ *T.* × *glauca* создает предпосылки для обитания в их составе большого количества синантропных видов (*Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rudb., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Vallisneria spiralis* L.). Всего в составе сообществ рогоза сизого отмечено произрастание более 20 видов. На рассматриваемой территории нами выделены 2 ассоциации, относящиеся к данной формации (прил. 3, табл. 5).

26) Lemno-Typhetum glaucae.

Субдоминантом в ассоциации выступает *T. angustifolia* с обилием 5-20 %, иногда до 40 %. Изредка в ярусе высокотравных гелофитов встречаются *T. latifolia* и *Phragmites australis*. В ярусе плавающих трав доминируют рясковые, часто заполняющие все пространство между гелофитами. Изредка выделяется ярус погруженных гидрофитов, выполненный, например, *Vallisneria spiralis*. Сообщества ассоциации встречаются на грунтах различного гранулометрического состава.

27) Alismo plantago-aquaticae-Typhetum glaucae.

Характерным для сообществ данной ассоциации является наличие четко выраженного подъяруса надводных трав, образованного частухой подорожниковой, к которой могут примешиваться другие гелофиты (*Sagittaria sagittifolia* L.), а также гигрогелофиты (*Eleocharis palustris*) и гигрофиты (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Bidens tripartita* L.). Сообщества ассоциации чаще всего встречаются на не-

большой глубине (до 10 см) или на переувлажненном грунте, что обуславливает наличие в составе ценозов сорных видов гигро- и мезофитов (например, *Cirsium setosum* (Willd.) Bess.).

9. Формация рогоза Смирнова – Typheta smirnoviae.

Фитоценозы, образованные *T.* × *smirnovii*, отличаются бóльшим разнообразием сорных видов в сравнении с сообществами *T.* × *glauca*, что, вероятно, связано с предпочтением данным видом иных местообитаний, характеризующихся большей степенью антропогенной трансформации. Из сорных растений наибольшей встречаемостью характеризуются *Urtica dioica* L., *Artemisia vulgaris* L., *Poligonum aviculare* L. s.l., *Tussilago farfara* L., и др. (Дюкина, 2005а, 2008а). Чаще всего рогоз Смирнова в образованных им фитоценозах имел обилие 40-60 %, редко выше. Общее количество видов в сообществах более 20. В составе формации нами выделено 3 ассоциации (прил. 3, табл. 5).

28) Typhetum smirnovii.

Сообщества данной ассоциации являются монодоминантными. К эдификатору ценозов с достаточно высоким постоянством, но низким обилием примешивается целый ряд гелофитов и гигрофитов, а также некоторые заходящие в воду мезофиты. Чаще всего такие сообщества встречаются на переувлажненных грунтах, иногда – на обводненных песчаных и супесчаных субстратах.

29) Typhetum latifoliae-smirnovii.

Сообщества, в которых верхний ярус образован рогозом Смирнова с небольшой долей рогоза широколистного (с обилием от 5 до 40 %), чаще всего встречаются на илистых и суглинистых грунтах на глубинах до 5 см. Сопутствующими видами с высоким постоянством выступают *Alisma plantago-aquatica, Eleocharis palustris*, другие виды из числа гидро-, гело- и гигрофитов участвуют в сложении фитоценозов гораздо реже.

30) Alismo plantago-aquaticae-Typhetum smirnovii.

В верхнем ярусе сообществ, наряду с *T.* × *smirnovii*, может встречаться и *T. angustifolia*. Субдоминантом ценозов выступает *Alisma plantago-aquatica*, обилие которой в разных сообществах изменяется от 10 до 20 %. Иногда могут присутствовать рясковые, а также небольшое количество гело-, гигрогело- и гигрофитов. Сообщества ассоциации встречаются на глубине до 20 см, их характерными экотопами являются антропогенно трансформированные участки с илистыми грунтами.

4.6. Изменчивость структурно-функциональных показателей рогозов

Изучение внешнего строения рогозов показало зависимость ряда структурно-функциональных параметров растений от абиотических характеристик экотопа.

4.6.1. Морфометрические параметры

Анализ данных, полученных в ходе изучения морфологии *Typha lalifolia* в зависимости от разного типа субстрата, показал значимые отличия практически по всем параметрам на всех типах грунтов (рис. 2, 3; табл. 24).

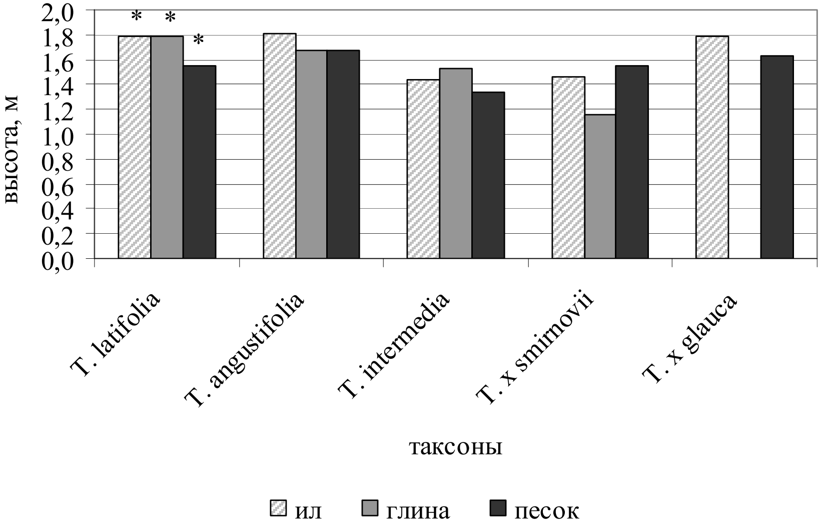


Рис. 2. Высота репродуктивного побега рогозов на разных типах грунтов. Примечание: p<0,05 – *.

Выявлено, что на иле средние значения высоты репродуктивного побега, количества листьев, ширины листовой пластинки, длины пестичной и тычиночной частей соцветия рогоза широколистного значимо отличаются в бóльшую сторону, чем на глине и песке. Кроме того, на глинистом субстрате перечисленные параметры значимо больше, чем на песчаном (Дюкина, 2007б, 2008б).

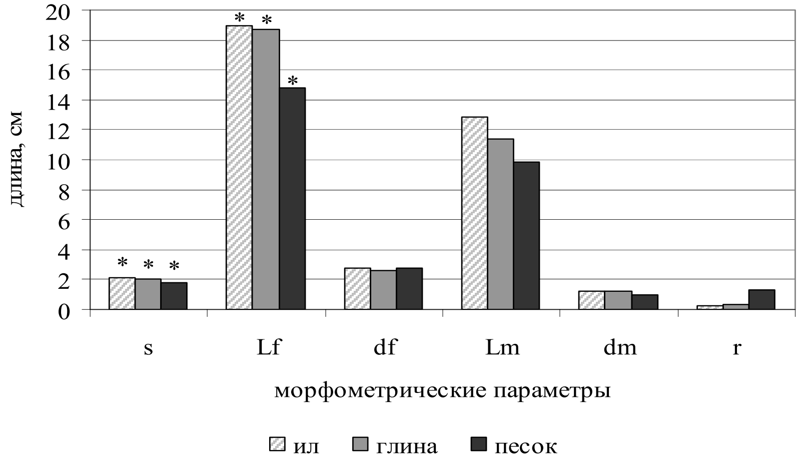


Рис. 3. Морфометрические параметры *Typha latifolia* на разных типах грунтов. Обозначения параметров указаны в гл. 3.

Таблица 24. Морфометрические параметры *Typha latifolia* на разных типах грунтов

Параметры	Тип грунта, M±m		
	Ил (N=207)	Глина (N=99)	Песок (N=115)
H (м)	**1,78±0,02**	**1,78±0,03**	**1,54±0,03**
n (шт)	**9,25±0,10**	**9,00±0,12**	**8,43±0,11**
s (мм)	**21,49±0,19**	**20,21±0,37**	**18,11±0,24**
L_f (см)	**18,92±0,38**	**18,67±0,46**	**14,76±0,41**
d_f (мм)	27,64±0,31	26,30±0,45	27,59±0,32
L_m (см)	12,89±0,24	11,40±0,24	9,81±0,30
d_m (мм)	11,82±0,37	12,38±0,50	13,11±0,70
r (мм)	0,23±0,06	0,33±0,12	0,40±0,11

Примечание: здесь и в остальных табл. полужирным шрифтом выделены значения параметров, имеющие значимые отличия при $p<0,05$.

У *T. angustifolia* статистически значимо больше количество листьев у растений, произрастающих на глине, по сравнению с песчаным субстратом, а длина пестичной части соцветия больше на иле, чем на песке (табл. 25).

Таблица 25. Морфометрические параметры *Typha angustifolia* на разных типах грунтов

Параметры	Тип грунта, M±m		
	Ил (N=84)	Глина (N=28)	Песок (N=31)
H (м)	1,81±0,02	1,67±0,07	1,68±0,07
n (шт)	7,27±0,13	**6,80±0,35**	**6,39±0,21**
s (мм)	7,72±0,10	7,38±0,22	7,29±0,16
L_f (см)	**14,28±0,42**	14,82±0,92	**12,52±0,48**
d_f (мм)	17,37±0,34	17,13±0,70	16,95±0,42
L_m (см)	16,51±0,40	14,87±0,90	15,18±0,73
d_m (мм)	9,95±0,36	9,87±1,62	10,67±0,67
r (мм)	37,07±2,16	40,73±10,02	34,52±2,40

Для *T.* × *smirnovii* также часть показателей (количество и ширина листьев, длина пестичной части соцветия) имеет большие значения на илистых грунтах (табл. 26, рис. 4). Ширина листовой пластинки средних листьев рогоза промежуточного крупнее на песке, чем на глине (табл. 27). У рогоза сизого средняя ширина листа больше на песке, чем на иле, а средняя длина пестичной части соцветия больше на илистых грунтах (табл. 28).

Таблица 26. Морфометрические параметры *Typha* × *smirnovii* на разных типах грунтов

Параметры	Тип грунта, M±m		
	Ил (N=27)	Глина (N=5)	Песок (N=5)
H (м)	1,46±0,07	1,59±0,14	1,16±0,07
n (шт)	**7,07±0,33**	**9,80±0,67**	**6,20±0,37**
s (мм)	**13,89±0,51**	**13,20±1,77**	**10,60±1,03**
L_f (см)	**13,14±1,04**	**13,94±1,55**	**6,08±0,80**
d_f (мм)	19,78±1,15	21,60±2,54	17,40±2,79
L_m (см)	12,24±1,01	11,63±1,07	7,10±1,02
d_m (мм)	11,40±1,26	–	–
r (мм)	8,63±1,58	5,00±2,28	5,60±1,94

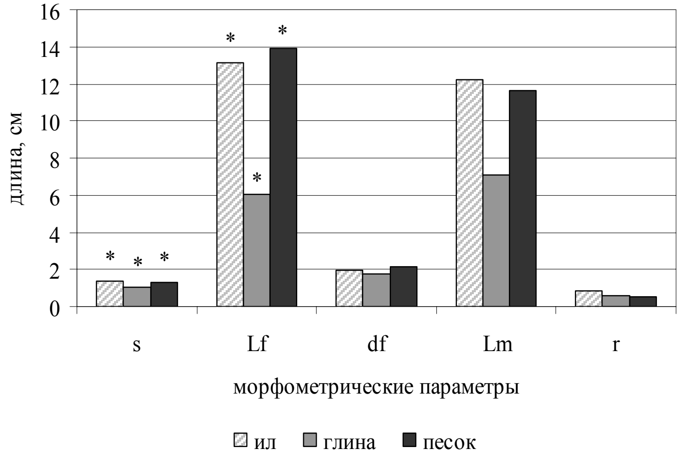


Рис. 4. Морфометрические параметры *Typha* × *smirnovii* на разных типах грунтов.

Таблица 27. Морфометрические параметры *Typha intermedia* на разных типах грунтов

Параметры	Тип грунта, M±m		
	Ил (N=24)	Глина (N=15)	Песок (N=18)
H (м)	1,44±0,06	1,53±0,10	1,34±0,07
n (шт)	7,25±0,36	6,38±0,78	6,61±0,39
s (мм)	14,72±0,40	**11,64±1,11**	**13,62±0,58**
L_f (см)	13,60±0,86	10,94±1,18	12,63±0,89
d_f (мм)	22,77±1,30	23,13±2,14	26,39±1,03
L_m (см)	11,70±0,75	10,40±0,83	11,23±0,96
d_m (мм)	9,44±0,50	9,50±0,50	9,00±0,68
r (мм)	6,79±0,90	6,13±2,07	8,89±1,79

Таким образом, на субстратах с доминированием мелкодисперсных фракций, а также большим количеством органического материала морфометрические параметры имеют в целом бóльшие значения, чем на других типах субстрата. Это отражается в различиях габитуса и жизненности растений на разных грунтах, поскольку известно, что гранулометрический состав имеет тесную связь с химическими свойствами субстрата.

Таблица 28. Морфометрические параметры *Typha* × *glauca* на разных типах грунтов

Параметры	Тип грунта, M±m		
	Ил (N=45)	Глина	Песок (N=16)
H (м)	1,78±0,04	–	1,63±0,13
n (шт)	7,69±0,26	–	7,00±0,60
s (мм)	**10,93±0,57**	–	**12,00±0,88**
L_f (см)	**16,75±0,79**	–	**15,67±1,94**
d_f (мм)	16,30±0,94	–	23,69±2,65
L_m (см)	14,94±0,61	–	14,34±1,26
d_m (мм)	10,19±0,75	–	11,43±1,95
r (мм)	26,40±3,58	–	8,22±2,11

Анализ линейных характеристик рогозов в зависимости от глубины воды показал, что у *T. latifolia* с увеличением этого фактора значимо увеличивается ряд параметров (рис. 5; табл. 29).

Таблица 29. Морфометрические параметры *Typha latifolia* в зависимости от глубины

Параметры	Глубина, M±m		
	0-0,05 м (N=256)	0,05-0,2 м (N=88)	> 0,2 м (N=77)
H (м)	**1,67±0,02**	**1,74±0,03**	**1,81±0,03**
n (шт)	8,83±0,08	9,17±0,16	9,15±0,16
s (мм)	**19,20±0,18**	**20,98±0,30**	**22,88±0,29**
L_f (см)	**16,93±0,33**	**18,09±0,50**	**19,89±0,68**
d_f (мм)	27,16±0,26	27,08±0,50	28,15±0,46
L_m (см)	**10,95±0,20**	**12,73±0,35**	**13,12±0,38**
d_m (мм)	12,58±0,38	12,06±0,56	11,50±0,56
r (мм)	0,37±0,07	0,20±0,09	0,14±0,07

У *T. angustifolia* высота побега значимо больше на переувлажнённых местообитаниях ($p<0,05$), чем на глубинах от 0,05 до 0,2 м. Количество листьев, ширина листьев и длина пестичной части соцветия больше на глубине от 0,2 м (рис. 6; табл. 30). Вероятно, это связано с адаптацией данного вида к большим глубинам.

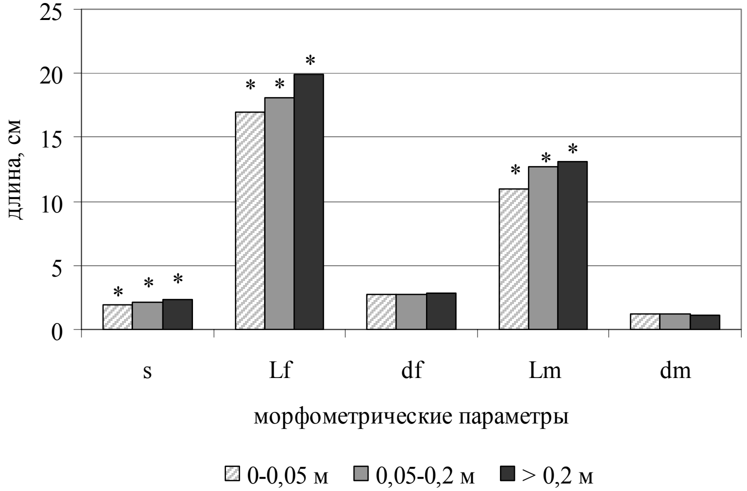


Рис. 5. Морфометрические параметры *Typha latifolia* в зависимости от глубины.

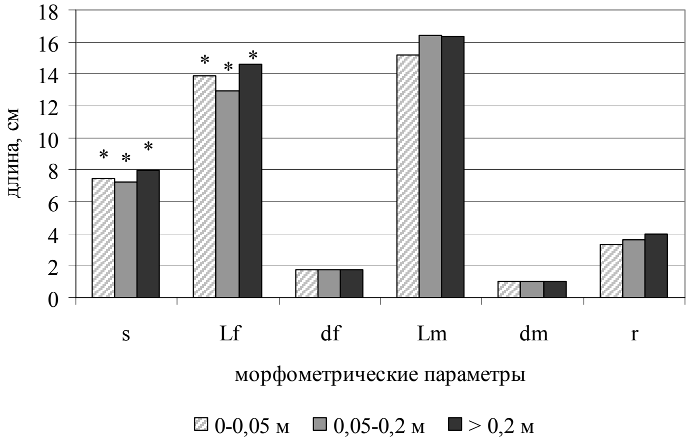


Рис. 6. Морфометрические параметры *Typha angustifolia* в зависимости от глубины.

Таблица 30. Морфометрические параметры *Typha angustifolia* в зависимости от глубины

Параметры	Глубина, M±m		
	0-0,05 м (N=45)	0,05-0,2 м (N=43)	> 0,2 м (N=55)
H (м)	**1,79±0,03**	**1,64±0,05**	1,83±0,03
n (шт)	**6,77±0,21**	**6,58±0,18**	**7,45±0,16**
s (мм)	**7,43±0,14**	**7,24±0,13**	**7,95±0,14**
L_f (см)	**13,89±0,47**	**12,94±0,47**	**14,58±0,60**
d_f (мм)	17,23±0,34	17,54±0,49	17,05±0,45
L_m (см)	15,16±0,53	16,38±0,48	16,36±0,60
d_m (мм)	9,86±0,59	10,00±0,00	10,09±0,46
r (мм)	33,21±2,82	36,50±2,60	39,75±3,59

У *T.* × *glauca* количество листьев репродуктивного побега, ширина листовой пластинки, длина и толщина пестичной части соцветия крупнее на глубинах 3-го класса (табл. 31), что, возможно, связано с предпочтением глубоководных местообитаний одним из его родительских видов – рогоза узколистного. У *T. intermedia* количество листьев, ширина листовой пластинки, длина пестичной части соцветия имеют большие значения на глубинах 2-го класса (табл. 32). Для *T.* × *smirnovii* значимых отличий не отмечено (табл. 33).

При изучении зависимости линейных параметров рогозов от класса экотопа установлено, что высота побега *T. latifolia*, количество листьев, ширина листовой пластинки и длина тычиночной части соцветия значимо отличаются ($p<0,05$) в бóльшую сторону на антропогенно трансформированных экотопах (рис. 7, 8; табл. 34).

Для *Typha angustifolia* показано значимое уменьшение ($p<0,05$) средних значений ряда параметров (количество листьев, ширина листовой пластинки и длина тычиночной части соцветия) на искусственных экотопах (рис. 9; табл. 35).

T. intermedia в целом крупнее на антропогенно трансформированных участках (значимые отличия ($p<0,05$) по высоте побега, длине пестичной и тычиночной частей соцветия) (рис. 10; табл. 36). Это может быть связано с вытеснением этого вида из естественных мест обитания более конкурентоспособными рогозами широколистным и узколистным на искусственные и антропогенно трансформированные биотопы.

Таблица 31. Морфометрические параметры *Typha* × *glauca* в зависимости от глубины

Параметры	Глубина, M±m		
	0-0,05 м (N=20)	0,05-0,2 м (N=19)	> 0,2 м (N=22)
H (м)	1,66±0,09	1,64±0,07	1,92±0,03
n (шт)	7,38±0,51	**6,42±0,26**	**8,68±0,32**
s (мм)	11,93±0,86	**8,09±0,88**	**12,29±0,72**
L_f (см)	14,51±1,12	**15,09±1,20**	**19,07±1,13**
d_f (мм)	20,25±2,04	**15,39±1,52**	**17,77±1,49**
L_m (см)	15,48±1,57	13,32±0,80	15,76±0,62
d_m (мм)	13,11±0,07	7,40±0,75	9,89±0,73
r (мм)	13,23±2,65	33,26±7,82	20,82±2,50

Таблица 32. Морфометрические параметры *Typha intermedia* в зависимости от глубины

Параметры	Глубина, M±m		
	0-0,05 м (N=24)	0,05-0,2 м (N=15)	> 0,2 м (N=18)
H (м)	1,40±0,06	1,47±0,08	1,38±0,09
n (шт)	**6,63±0,42**	**7,53±0,40**	**6,42±0,38**
s (мм)	**13,71±0,53**	**14,65±0,53**	**13,76±0,50**
L_f (см)	**12,68±0,95**	**13,61±0,73**	**12,03±1,08**
d_f (мм)	24,50±1,40	23,30±1,33	24,58±1,22
L_m (см)	11,76±0,87	12,09±0,75	9,53±0,70
d_m (мм)	9,83±0,83	9,00±0,57	9,00±0,41
r (мм)	8,54±1,46	5,87±1,17	6,58±1,35

Таблица 33. Морфометрические параметры *Typha* × *smirnovii* в зависимости от глубины

Параметры	Глубина, M±m		
	0-0,05 м (N=27)	0,05-0,2 м (N=10)	> 0,2 м
H (м)	1,38±0,06	1,59±0,12	–
n (шт)	7,41±0,38	7,10±0,50	–
s (мм)	12,75±0,62	14,16±0,74	–
L_f (см)	11,38±0,75	14,78±2,51	–
d_f (мм)	19,44±1,18	20,40±1,72	–
L_m (см)	10,58±0,74	13,59±2,01	–
d_m (мм)	10,21±0,77	12,80±2,58	–
r (мм)	6,96±1,19	9,80±3,26	–

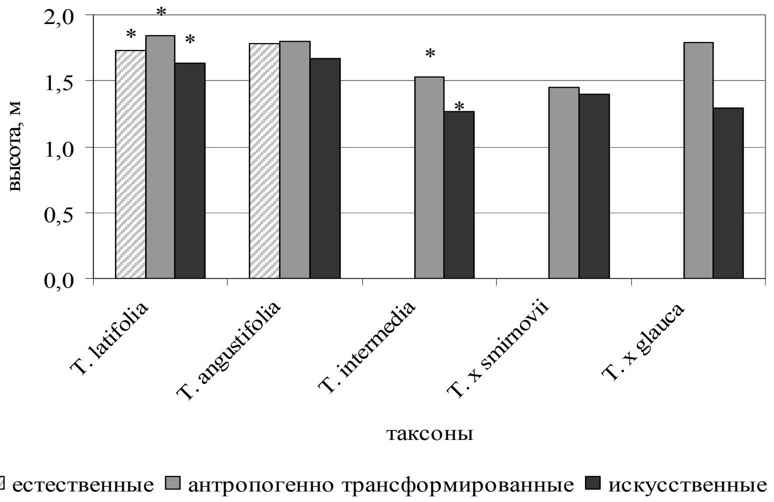


Рис. 7. Высота репродуктивного побега рогозов в разных классах экотопов.

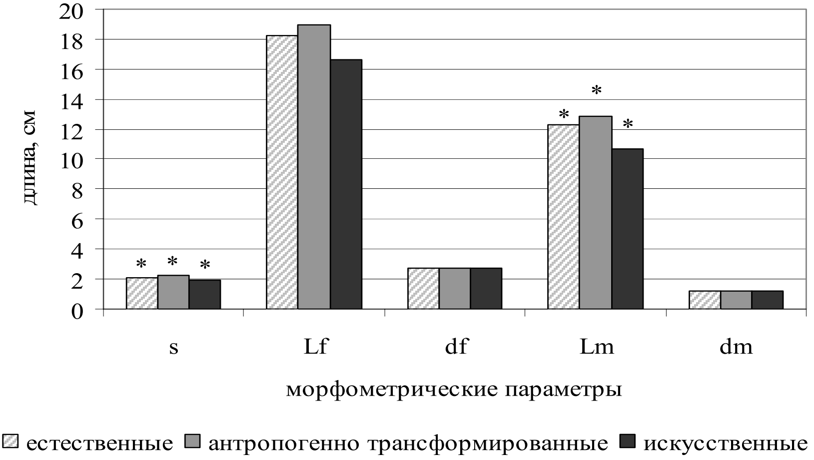


Рис. 8. Морфометрические параметры *Typha latifolia* на разных классах экотопов.

Т а б л и ц а 3 4. Морфометрические параметры *Typha latifolia* в зависимости от класса экотопа

Параметры	Класс экотопа, M±m		
	Естественные (N=109)	Антропогенно трансформированные (N=117)	Искусственные (N=195)
H (м)	**1,73±0,02**	**1,84±0,03**	**1,62±0,02**
n (шт)	**9,06±0,13**	**9,44±0,14**	**8,61±0,10**
s (мм)	**20,52±0,26**	**22,43±0,29**	**18,98±0,20**
L_f (см)	18,26±0,49	18,97±0,44	16,60±0,40
d_f (мм)	27,10±0,47	27,31±0,39	27,44±0,27
L_m (см)	**12,29±0,31**	**12,84±0,30**	**10,70±0,24**
d_m (мм)	11,86±0,50	12,25±0,66	12,40±0,39
r (мм)	0,21±0,07	0,15±0,06	0,42±0,09

Т а б л и ц а 3 5. Морфометрические параметры *Typha angustifolia* в зависимости от класса экотопа

Параметры	Класс экотопа, M±m		
	Естественные (N=37)	Антропогенно трансформированные (N=67)	Искусственные (N=39)
H (м)	1,78±0,03	1,80±0,03	1,67±0,04
n (шт)	**7,50±0,25**	**6,75±0,13**	**7,11±0,23**
s (мм)	**8,02±0,20**	**7,50±0,10**	**7,42±0,17**
L_f (см)	13,61±0,60	14,37±0,49	13,32±0,53
d_f (мм)	16,71±0,68	17,62±0,32	16,94±0,46
L_m (см)	**15,37±0,68**	**17,25±0,46**	**14,13±0,48**
d_m (мм)	10,27±0,60	10,13±0,47	9,20±0,58
r (мм)	41,21±3,56	39,12±3,02	29,14±2,37

T. × *glauca* и *T.* × *smirnovii*, как и предыдущий вид, на естественных экотопах не встречаются. Значимых отличий морфометрических параметров растений этих таксонов с искусственных и трансформированных местообитаний выявлено не было (табл. 37, 38) (Дюкина, 2008в).

Проведённые исследования показали специализацию изученных видов к определённым видам субстрата и глубинам, что проявляется в дифференциации экологических ниш рогозов.

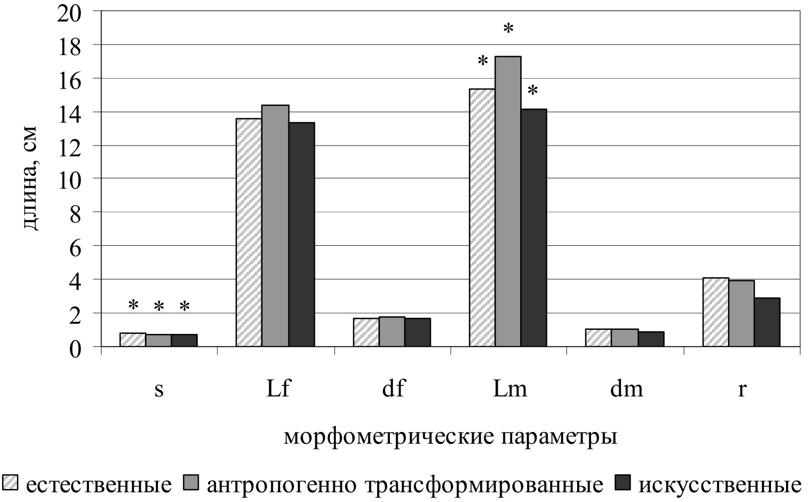


Рис. 9. Морфометрические параметры *Typha angustifolia* на разных классах экотопов.

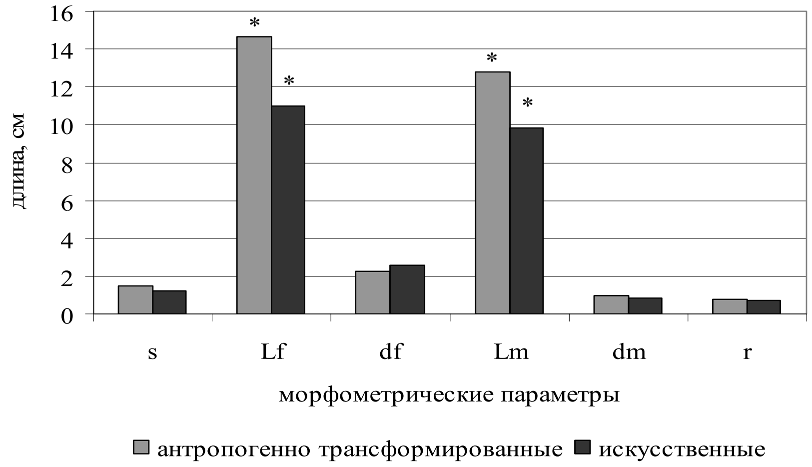


Рис. 10. Морфометрические параметры *Typha intermedia* на разных классах экотопов

Таблица 36. Морфометрические параметры *Typha intermedia* в зависимости от класса экотопа

Параметры	Класс экотопа, M±m		
	Естественные	Антропогенно трансформированные (N=28)	Искусственные (N=29)
H (м)	–	**1,53±0,05**	**1,31±0,06**
n (шт)	–	7,40±0,36	6,31±0,33
s (мм)	–	15,10±0,39	12,47±0,49
L_f (см)	–	**14,65±0,89**	**11,02±0,46**
d_f (мм)	–	22,54±1,38	25,73±0,77
L_m (см)	–	**12,81±0,83**	**9,84±0,41**
d_m (мм)	–	9,92±0,48	8,33±0,50
r (мм)	–	7,52±0,89	7,08±1,41

Таблица 37. Морфометрические параметры *Typha* × *glauca* в зависимости от класса экотопа

Параметры	Класс экотопа, M±m		
	Естественные	Антропогенно трансформированные (N=51)	Искусственные (N=10)
H (м)	–	1,79±0,04	1,29±0,18
n (шт)	–	7,65±0,24	6,33±1,20
s (мм)	–	11,20±0,54	9,86±0,91
L_f (см)	–	16,94±0,72	10,30±3,51
d_f (мм)	–	16,92±0,93	28,00±4,36
L_m (см)	–	15,00±0,56	12,10±2,00
d_m (мм)	–	10,37±0,69	–
r (мм)	–	23,92±3,31	14,00±3,06

Таблица 38. Морфометрические параметры *Typha* × *smirnovii* в зависимости от класса экотопа

Параметры	Класс экотопа, M±m		
	Естественные	Антропогенно трансформированные (N=27)	Искусственные (N=10)
H (м)	–	1,45±0,06	1,40±0,14
n (шт)	–	7,37±0,38	7,20±0,51
s (мм)	–	13,09±0,49	13,92±1,20
L_f (см)	–	12,26±0,61	12,42±2,96
d_f (мм)	–	20,11±1,20	18,60±1,60
L_m (см)	–	11,40±0,67	11,89±2,77
d_m (мм)	–	9,69±0,76	14,50±2,63
r (мм)	–	7,15±1,24	9,30±3,16

При общей тенденции тяготения изученных видов к искусственным и трансформированным биотопам выявлены существенные различия во внешнем строении растений, произрастающих на разных глубинах и типах субстрата. Вместе с тем, способность рогозов успешно осваивать разные типы местообитаний свидетельствует о значительных адаптационных возможностях этих растений, позволяющих представителям этого рода обитать в условиях антропогенного прессинга и зачастую образовывать пионерные сообщества в сукцессионных сериях.

4.6.2. Биомасса

Одним из параметров, демонстрирующих зависимость растительных организмов от условий произрастания, является биомасса. Значение биомассы зависит от многих факторов: состава фитоценоза, географического положения популяции, плотности зарослей, сезона вегетации, времени проведения исследований, степени трансформации биотопа и т.д. (Папченков, 2001; Asaeda, 2005; Дюкина, 2007а). Согласно результатам наших исследований, наибольшую надземную сырую и абсолютно сухую фитомассу в период плодоношения для класса проективного покрытия 61-90% формирует рогоз широколистный, наименьшую – рогозы промежуточный и Лаксмана (табл. 39). Исходя из полученных нами данных можно полагать, что из изученных видов наибольший вклад в продукцию аквальных сообществ вносят рогозы широколистный и сизый.

В целом, на грунтах с преобладанием илистых частиц биомасса всех изученных видов больше, чем на глинистых и песчаных, а на глинистых больше, чем на песчаных (табл. 40). Выявлено, что изученные таксоны предпочитают илистые субстраты на трансформированных и искусственных биотопах (Дюкина, 2007а, 2008б) и формируют на них обширные заросли из более крупных и мощных особей.

Для изучения зависимости биомассы рогозов от степени трансформированности экотопа все исследованные местообитания были разделены на 3 класса (см. гл. 3). Статистический анализ данных по *T. latifolia* и *T. angustifolia* не выявил значимых отличий средних значений биомассы для этих трёх классов, поэтому значения биомассы этих видов для 2-го и 3-го класса экотопов были объединены.

Сравнительный анализ количественных данных показал, что *T. latifolia* продуцирует как сырой, так и абсолютно сухой биомассы на

трансформированных экотопах больше, чем на естественных ($p<0,05$) (табл. 41). *T. angustifolia* продуцирует больше абсолютно сухой биомассы также на экотопах второго класса ($p<0,05$), тогда как для сырой биомассы подобной зависимости не установлено.

Таблица 39. Сырая и абсолютно сухая биомасса рогозов (кг/м^2)

Таксон	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
Сырая биомасса					
T. latifolia	58	5,88±0,44	1,77-13,88	3,04	51,7
T. angustifolia	40	4,6±0,22	1,88-7,45	1,36	29,57
T. intermedia	16	3,03±0,16	2,16-4,15	0,64	21,12
T. × glauca	16	5,56±0,31	3,56-7,46	1,22	21,94
T. × smirnovii	15	4,29±0,25	2,56-5,57	0,98	22,84
T. incana	3	4,22±0,16	4,00-4,53	0,27	6,4
T. shuttleworthii	3	4,85±0,03	4,81-4,90	0,05	1,03
T. laxmannii	2	1,17±0,14	1,03-1,30	0,19	16,24
Абсолютно сухая биомасса					
T. latifolia	58	2,92±0,40	0,37-6,81	2,08	71,23
T. angustifolia	40	1,54±0,09	0,5-3,35	0,60	38,96
T. intermedia	16	0,70±0,06	0,12-1,07	0,24	30,77
T. × glauca	16	2,03±0,14	1,07-2,76	0,55	27,09
T. × smirnovii	15	1,28±0,11	0,78-1,73	0,42	32,81
T. incana	3	0,86±0,06	0,74-0,94	0,10	11,63
T. shuttleworthii	3	1,90±0,06	1,80-2,00	0,10	5,29
T. laxmannii	2	0,83±0,07	0,76-0,90	0,10	12,05

Биомасса остальных исследуемых видов была получена только для трансформированных и искусственных экотопов в связи с их предпочтением данных местообитаний. Так, из таблицы 42 видно, что наибольшую абсолютно сухую биомассу *T. intermedia* и *T.× smirnovii* продуцируют на антропогенно трансформированных экотопах, в то время как *T.× glauca* – на искусственных, хотя значимых отличий для этого таксона не отмечено.

При изучении биомассы в зависимости от степени обводнённости субстрата значимых отличий ни по одному виду выявлено не было. Возможно, это говорит о том, что глубина не является лимитирующим фактором для представителей рода в продуцировании ими надземной фитомассы.

Таблица 40. Сырая и абсолютно сухая биомасса таксонов рода *Typha* на разных типах грунтов (кг/м^2)

Таксон	Сырая биомасса (M±m)		
	ил	глина	песок
T. latifolia	**7,05±0,59**	**5,88±0,42**	**3,09±0,34**
T. angustifolia	4,52±0,30	5,06±0,50	4,39±0,25
T. intermedia	**3,66±0,18**	**2,49±0,13**	**2,83±0,21**
T. × *smirnovii*	4,50±0,28	**4,39±0,65**	**3,07±0,51**
T. × *glauca*	**5,76±0,36**	-	**5,22±0,56**
Таксон	Абсолютно сухая биомасса (M±m)		
	ил	глина	песок
T. latifolia	**3,51±0,31**	**3,27±0,30**	**1,55±0,17**
T. angustifolia	**1,63±0,14**	**1,46±0,11**	1,27±0,08
T. intermedia	**0,88±0,07**	**0,48±0,10**	**0,69±0,06**
T. × *smirnovii*	1,27±0,08	1,20±0,12	0,90±0,15
T. × *glauca*	2,06±0,17	-	1,87±0,30

Таблица 41. Биомасса *Typha latifolia* и *T. angustifolia* в различных классах экотопов (кг/м^2)

Вид	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
T. latifolia, сырая биомасса					
Естественные	28	**3,75±0,32**	1,77-7,44	1,58	42,13
Антропогенно трансформированные	30	**8,02±0,53**	4,17-13,88	2,62	32,67
T. latifolia, абсолютно сухая биомасса					
Естественные	28	**2,13±0,36**	0,46-4,54	1,29	60,56
Антропогенно трансформированные	30	**3,66±0,65**	0,37-6,81	2,42	66,12
T. angustifolia, сырая биомасса					
Естественные	20	4,37±0,25	1,88-6,30	1,08	24,71
Антропогенно трансформированные	20	4,81±0,34	2,01-7,45	0,34	32,64
T. angustifolia, абсолютно сухая биомасса					
Естественные	20	**1,54±0,17**	0,52-3,35	0,74	48,05
Антропогенно трансформированные	20	**1,64±0,15**	0,59-3,94	0,15	41,46

Таблица 42. Сырая и абсолютно сухая биомасса таксонов рода *Typha* на разных классах экотопов (кг/м^2)

Таксон	Сырая биомасса (M±m)		Абсолютно сухая биомасса (M±m)	
	Антропо-генно трансформиро-ванные	Искусст-венные	Антропогенно трансформиро-ванные	Искусст-венные
T. intermedia	**3,43±0,20**	**2,63±0,16**	0,81±0,07	0,58±0,08
T.× smirnovii	4,66±0,38	4,10±0,33	1,37±0,11	1,13±0,08
T. × glauca	5,18±0,35	6,03±0,50	1,76±0,15	2,28±0,25

Анализ содержания свободной воды в изученных видах растений (табл. 43) показал, что рогоз широколистный по этому показателю статистически значимо ($p<0,05$) отличается от других видов рогозов. Наименьшее количество свободной воды содержится в рогозе Лаксмана, что связано с его анатомо-морфологическими особенностями и предпочтением иных типов местообитаний по сравнению с остальными видами рогозов. Количество же связанной воды в растениях разных видов колеблется в пределах от 0,3% до 4,8%.

Таблица 43. Количество свободной воды в таксонах рода *Typha* L.

Таксон	M±m	Lim(min-max)	σ	CV, %
T. latifolia	77,69±2,24	24,00-88,00	11,64	14,98
T. angustifolia	65,60±2,08	15,10-84,33	13,18	20,09
T. intermedia	74,74±1,37	72,14-94,74	5,47	7,32
T.× glauca	62,93±1,20	58,16-69,33	4,78	7,67
T.× smirnovii	69,63±0,30	68,85-73,73	0,42	32,81
T. incana	76,20±0,68	75,00-77,37	1,19	1,65
T. shuttleworthii	59,62±0,62	58,97-60,85	1,07	1,79
T. laxmannii	19,89±2,42	17,47-22,30	3,42	17,19

Установлено, что популяции рогозов широколистного, сизого, Смирнова и промежуточного характеризуются большей толерантностью к фактору обводнённости и могут произрастать в условиях периодического обсыхания грунтов, характерного для антропогенных и искусственных экотопов. В отличие от них, рогоз узколистный более требователен к условиям обводнения и, как правило, не выносит зна-

чительного осушения субстрата, произрастая чаще всего на экотопах с постоянным уровнем воды.

Таким образом, проведённые исследования показывают зависимость важных характеристик изученных видов – биомассы, количества свободной и связанной воды в зависимости от условий произрастания (Дюкина, 2006, 2007а, 2008б).

4.6.3. Ассимиляционная поверхность

Одновременно с изучением биомассы проводился расчет площади ассимиляционной поверхности рогозов. Средние значения этого индекса по популяциям практически всех изучаемых таксонов примерно одинаковые – около 4 м^2 на 1 м^2 зарослей, только для *T. laxmannii* он составляет 0,75±0,08 м^2/м^2 (табл. 44), что, видимо, связано с низкой плотностью зарослей этих видов, а также небольшой высотой побега и длиной листьев.

Индекс площади ассимиляционной поверхности популяций рогоза широколистного статистически значимо больше на субстратах с илистым и глинистым гранулометрическим составом (табл. 45). В ценопопуляциях рогоза промежуточного этот показатель больше на илистых субстратах, чем на глинистых и песчаных. Для рогоза Смирнова выявлены значимые различия только на субстратах с преобладанием глинистых и песчаных частиц. Индекс площади ассимиляционной поверхности популяций рогоза узколистного и сизого не зависит от состава грунта и для них значимых отличий не выявлено.

Анализ площади ассимиляции по классам экотопов показал значимые отличия для трёх видов: *T. latifolia, T. angustifolia, T. intermedia* (табл. 46). Средняя площадь максимальна на трансформированных экотопах, что является подтверждением предпочтения названных видов нарушенных местообитаний и свидетельствует об участии популяций рогозов в качестве значимых звеньев вещественно-энергетических потоков на начальных этапах сукцессионных серий.

Из табл. 47 видно, что степень обводнённости грунта практически не оказывает никакого влияния на изучаемый параметр, значимые различия показаны только для *T. intermedia*.

Полученные данные позволяют заключить, что на величину ассимиляционной поверхности рогозов в большей степени влияют гранулометрический состав грунта и степень трансформированности экотопа, в то время как обводнённость грунта не оказывает значимого влияния.

Таблица 44. Индекс площади ассимиляционной поверхности таксонов рода *Typha* на территории ВКК ($м^2/м^2$)

Таксон	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV, %
T. latifolia	58	4,29±0,23	1,16-8,27	2,78	41,12
T. angustifolia	40	3,83±0,14	1,53-5,21	1,42	22,61
T. intermedia	16	2,26±0,12	1,51-3,18	0,85	22,19
T. × *glauca*	16	4,64±0,18	3,66-5,71	1,09	15,70
T. × *smirnovii*	15	4,02±0,20	2,70-5,23	1,18	19,06
T. incana	3	3,02±0,04	2,97-3,10	0,07	2,31
T. shuttleworthii	3	3,65±0,08	3,35-4,20	0,48	13,15
T. laxmannii	2	0,75±0,08	0,67-0,82	0,73	97,33

Таблица 45. Индекс площади ассимиляционной поверхности таксонов рода *Typha* на разных типах грунтов

Таксон	Индекс площади ассимиляционной поверхности (M±m)		
	ил	глина	песок
T. latifolia	**5,23±0,32**	**4,29±0,26**	**2,47±0,28**
T. angustifolia	3,75±0,20	4,15±0,26	3,74±0,18
T. intermedia	**2,78±0,12**	**1,97±0,09**	**1,91±0,16**
T. × *smirnovii*	4,18±0,24	**4,13±0,37**	**3,06±0,36**
T. × *glauca*	4,75±0,23	-	4,47±0,31

Таблица 46. Индекс площади ассимиляционной поверхности таксонов рода *Typha* в разных классах экотопов

Таксон	Индекс площади ассимиляционной поверхности (M±m)		
	Естественные	Антропогенно трансформированные	Искусственные
T. latifolia	**3,25±0,25**	**6,43±0,48**	**4,48±0,17**
T. angustifolia	**3,77±0,17**	**4,67±0,15**	**3,28±0,23**
T. intermedia	-	**2,57±0,16**	**1,94±0,11**
T. × *smirnovii*	-	4,24±0,35	3,91±0,24
T. × *glauca*	-	4,34±0,21	5,03±0,27

Таблица 47. Индекс площади ассимиляционной поверхности таксонов рода *Typha* в зависимости от степени обводнённости ($м^2/м^2$)

Таксон	Индекс площади ассимиляционной поверхности (M±m)		
	0-0,05 м	0,05-0,2 м	> 0,2 м
T. latifolia	4,05±0,22	5,85±0,58	-
T. angustifolia	3,90±0,18	3,82±0,17	3,74±0,36
T. intermedia	**2,42±0,17**	**2,09±0,17**	-
T. × *smirnovii*	3,68±0,22	4,53±0,28	-
T. × *glauca*	4,66±0,26	4,63±0,27	-

Таким образом, при анализе структурно-функциональных характеристик популяций пяти видов рогозов было выявлено, что наиболее чувствительными к эдафическим факторам являются популяции рогоза широколистного. Менее изменчивы изученные показатели в ценопопуляциях рогозов Смирнова, сизого, промежуточного. Мы полагаем, что это может быть связано с тем, что данные виды предпочитают вторичные местообитания, где ослаблено влияние со стороны более конкурентоспособных видов – рогозов широколистного и узколистного. На подобных экотопах ключевую роль играют не эдафические факторы, а наличие свободных ниш, при захвате которых названные виды ведут себя как типичные эксплеренты, увеличивая в создавшихся благоприятных условиях значения многих из изученных параметров. Гранулометрический состав субстрата не оказывает существенного влияния на структурные и функциональные характеристики рогоза узколистного, для которого более значимым фактором является обводнённость местообитания.

4.7. Биоиндикационные возможности

Известно, что нормальное протекание процесса микроспорогенеза нарушается не только под влиянием таких факторов, как неблагоприятная погода, но и в связи с химическим загрязнением местообитания (Поддубная-Арнольди, 1976). Анализ полученных данных по фертильности пыльцы рогозов широколистного и узколистного показал статистически значимые различия у растений загрязнённых и условно чистых местообитаний (табл. 48, рис. 11).

Таблица 48. Фертильность пыльцы *T. latifolia* и *T. angustifolia* (%)

Тип местообитания	N	M±m	Lim (min-max)	σ	CV,%
T. latifolia					
Условно чистые	20	**94,55±2,34**	68,00-100,00	10,49	11,09
Загрязнённые	20	**70,65±3,05**	50,00-95,00	13,65	19,32
T. angustifolia					
Условно чистые	20	**93,55±3,32**	69,00-100,00	10,39	11,10
Загрязнённые	20	**73,30±2,78**	46,00-96,00	12,44	16,97

При анализе пыльцы рогоза широколистного было выявлено, что фертильность пыльцы, собранной с условно чистой территории составляет 94,55 ± 2,34 %, с загрязнённой – 70,65 ± 3,05 %. Данные различия являются статистически значимыми при $p < 0{,}01$. Проведение однофакторного дисперсионного анализа показало статистически значимую зависимость фертильности пыльцы от степени загрязнённости территории ($p < 0{,}01$), на это же указывает и коэффициент Спирмена ($r_S = -0{,}71$; $n = 40$; $p < 0{,}01$).

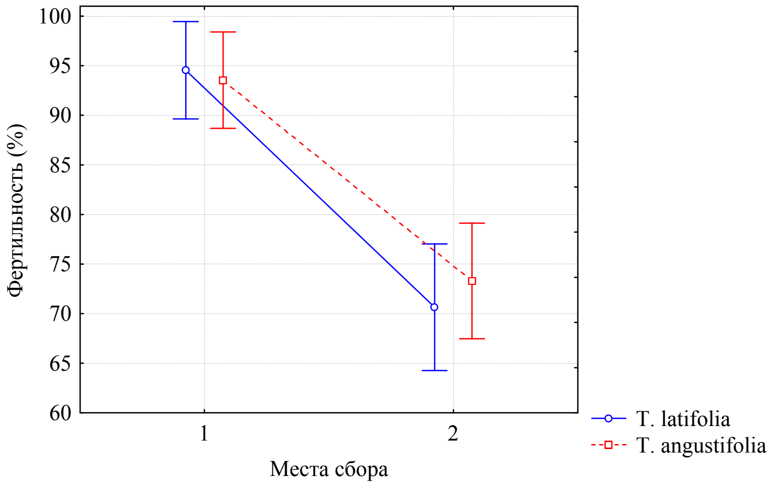


Рис. 11. Фертильность пыльцы рогозов на условно чистых (1) и загрязнённых местообитаниях (2).

Для рогоза узколистного были получены аналогичные результаты. Так, средняя фертильность пыльцы с фоновых местообитаний была значимо выше ($p < 0,01$), чем с загрязнённых и составила, соответственно, 93,55± 2,32 % и 73,30 ± 2,78 %. Однофакторный и корреляционный анализ также показали значимую зависимость фертильности пыльцы от степени загрязнённости территории ($r_S = -0,67$; $n = 40$; $p < 0,01$).

В целом, стерильность пыльцы оказалась выше у растений, произрастающих во временных водоёмах под насыпью автомагистралей. Следовательно, пыльца изученных видов рогозов может быть использована в комплексном биологическом мониторинге с целью оценки экологического состояния обводнённых и переувлажнённых экосистем, а также воздушного бассейна.

ГЛАВА 5. КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОВ РОДА TYPHA, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИИ ВКК

Род *Typha* L. – Рогоз

1. Пыльца представлена тетрадами……………………................... 2

- Пыльца в монадах, с возможной примесью диад и (или) триад (или) тетрад……………………………………………….................... 6

2. Пыльца в фертильных тетрадах...………………….............. 3

- Пыльцевые зёрна в тетрадах, часть которых стерильна. Тычиночная и пестичная части соцветия примерно одинаковы по длине. Пестичное соцветие (3,0) 5,0 -12,0 (15,0) см длины и 2,0-3,0 (0,35) см толщины, продолговато-веретеновидной или цилиндрической формы. Околоцветные волоски на 1-1,5 мм длиннее рылец или равны им, в связи с чем при созревании соцветия приобретают характерный белёсый (пепельный) до почти белого оттенок. Рыльце ланцетное, до ромбического. Прицветники отсутствуют. Между тычиночной и пестичной частями соцветия может быть промежуток до 1,0-2,0 (2,5) см. Листья репродуктивного побега в количестве 7-9, зелёные, светло-зелёные, срединные – 8-12 (15) мм шириной. Мн. 1,5 (2) м.

1. *T. incana* Kapitonova et Dyukina – Р. седой

3. Пестичное соцветие цилиндрическое или яйцевидно-цилиндрическое. Промежуток между тычиночной и пестичной частями общего соцветия составляет 6-7 мм и более, но у части растений в популяции промежуток может отсутствовать (!). В последнем случае пестичное соцветие короткое, обычно не более 10 см. На верхушках пестичных колосков имеется 1-2 карподия 4

- Промежуток между тычиночной и пестичной частями общего соцветия составляет не более 6 мм или его нет. Пестичное соцветие цилиндрической формы……………………………..……….......... 5

4. Промежуток между тычиночной и пестичной частями общего соцветия составляет обычно 6-7 мм, у части растений в популяции он может быть больше – до 30 (32) мм. Тычиночное соцветие длиной 4,0 (4,5)-23,5 см, толщиной 0,6-1,3 см. Пестичное соцветие цилиндрическое, длиной 6,0-25,0 см и толщиной 1,0-3,0 (3,5) см, светло-коричневого или тёмно-коричневого цвета. Прицветник при пестич-

ных цветках отсутствует, рыльце ланцетное или ромбическое. Листья на репродуктивном побеге 0,8-2,0 (2,4) см шириной, зелёного или светло-зелёного цвета, могут быть слегка сизоватыми, в числе 4-10. Мн. 1,0-2,0 (2,1) м.

2. *T. intermedia* Schur – Р. промежуточный

- Между тычиночной и пестичной частями соцветия обычно имеется небольшой промежуток или он отсутствует. Пестичное соцветие короткое, обычно не более 10 см, цилиндрической или яйцевидно-цилиндрической формы. Тычиночное соцветие равно по длине пестичному или немного длиннее. Тычинки обычно с 5-8 пыльниками. Листья зеленые или светло-зеленые (салатные), относительно узкие, обычно не шире 10 мм. Мн. 1,0-1,5 (2,0) м.

3. *T. elata* Boreau – Р. высокий

5. Пестичная и тычиночной части соцветия примерно равны по длине, промежуток между ними отсутствует или не более 0,6 см. Пестичное соцветие толщиной 1,5-3,0 (3,5) см, длиной до (30) 40 см. При созревании початок становится коричневого, тёмно-бурого или почти чёрного цвета. Волоски околоцветника короче рылец. Рыльце широколанцетное или ромбическое, темно-коричневое. Прицветник при пестичном цветке отсутствует. Листьев на репродуктивном побеге 4-13, серо-зелёного цвета, 1,0-3,0 (3,5) см ширины, в основании листовые пластинки могут быть покрыты сизоватым налётом. Мн. 0,7-2,8 м.

4. *T. latifolia* L. – Р. широколистный

- Тычиночная часть соцветия в 2-4 раза короче пестичной. Пестичное соцветие в среднем 11,0-18,0 см длиной и 1,0-2,0 см толщиной. Рыльце широколанцетное до ромбического, равно прицветным волоскам или короче их, вследствие чего в период созревания плодов поверхность пестичного соцветия становится пепельной. Тычиночное соцветие длиной (3,0)5,0-8,0 см, толщиной 0,8-1,6 см. Листья зеленого цвета 0,5-1,0(1,5) см шириной, в количестве 7-8. Мн. (1,0) 1,7-2,0 м.

5. *T. shuttleworthii* Koch et Sonder – Р. Шутлеворта.

6. Пыльца в фертильных монадах…………………….................. 7

- Пыльца в монадах с примесью диад и (или) триад и (или) тетрад; большая часть пыльцы стерильна ……………………................ 9

7. Пестичные цветки с нитевидными прицветниками, верхушки которых всегда темнее рылец …………………………………………… 8

- Пестичные цветки лишены прицветника. Пестичное соцветие длиной 3,0-7,0 см, толщиной 0,8-2,5 см, в период бутонизации светло-зелёного (салатного, лимонного) цвета, при созревании становится светло-коричневым; эллиптическое, короткоцилиндрическое или продолговато-яйцевидное, в 3-4 раза короче тычиночного соцветия. На верхушках женских колосков имеется 2-3 (4) карподия. Рыльца шпателевидные (лепестковидные), светло-коричневые, по краю городчатые. Тычиночное соцветие 8,0-17,0 см длиной. Промежуток между пестичной и тычиночной частями соцветия составляет 1,5-6,0 см. Листьев 4-7, узкие, шириной 3-5 мм, с нижней стороны выпуклые. Мн. 0,8-1,6 м.

6. *T. laxmannii* Lepechin – Р. Лаксмана

8. Рыльца линейные или узколанцетные. На верхушках пестичных колосков, как правило, 2 карподия. Пестичное соцветие длиной 8,0-26,0 см, толщиной 1,0-3,0 см, светло-коричневого цвета, цилиндрическое. Длина тычиночной части соцветия 7,0-25,0 см, как правило, немного меньше длины пестичной части, толщина во время цветения 0,7-1,5 см. Промежуток между пестичной и тычиночной частями соцветия составляет 0,3-15,0 см. Листьев 5-12, зелёные, ширина в средней части 0,4-0,9 (1,2) см. Мн. 0,6-2,0 (2,5) м.

7. *T. angustifolia* L. – Р. узколистный

- Рыльца от узколанцетных до широколанцетных. Пестичное соцветие короткое, 5,0-10,0 см длиной, около 1,0-1,5 см шириной, в 1,5 раза и более короче тычиночного соцветия. Ширина листовых пластинок не превышает 7(8) мм, корневища относительно тонкие, до 1,5 см в диаметре. Растения внешне очень напоминают *T. laxmannii*.

8. *T. elatior* Boenn. – Р. высочайший

9. У части пестичных цветков имеется прицветник. Пестичная часть соцветия цилиндрическая, во время цветения – тёмно-зелёная (зелёная), во время плодоношения – светло-коричневая или буро-коричневая, длиной 6,0-30,0 см, толщиной 0,8-3,5 см. Тычиночная часть соцветия длиной 6,0-31,0 см, толщиной 0,6-1,6 см. Промежуток между частями соцветия составляет 0-12,0 см. Форма рыльца варьирует от узколанцетного до широколанцетного. Листьев на репродуктивном побеге 4-12. Ширина листовой пластинки 0,4-2,0 (2,2) см, на листьях может быть сизоватый налёт, характерный для *T. latifolia*. Полиморфный гибрид. Мн. 1,0-2,0 (2,3) м.

9. *T.* × *glauca* Godron (*T. angustifolia* × *T. latifolia*) – Р. сизый

- Пестичные цветки лишены прицветника. Пестичная часть соцветия овальная, иногда оттянутая на концах, во время цветения лимонного или салатного цвета, в период плодоношения – тёмно-коричневого цвета, длиной 3,5-23,5 см, толщиной 0,5-3,0 см. Тычиночная часть соцветия длиной 4,0-20,0 (28,5) см, толщиной 0,6-2,0 см, обычно в 1,5 раза длиннее пестичной. Промежуток между частями соцветия составляет 0-5,5 см. Рыльце ланцетное до ромбического. Листьев (4) 8-10 (12), шириной 0,7-2,0 см. Полиморфный гибрид. Мн.1,0-2,0 (2,0) м.

10. *T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* × *T. laxmannii*) – Р. Смирнова

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования по изучению рода *Typha* L., проведенные на территории Вятско-Камского края, позволили получить оригинальные данные по их видовому составу, распространению в рассматриваемом регионе, структурно-функциональным характеристикам, ценотической приуроченности и экологическим предпочтениям. Показаны особенности морфологического строения рогозов, имеющие значение при их идентификации, на основании чего составлен диагностический ключ для определения видов рогозов, встречающихся в пределах ВКК.

В ходе выполнения исследовательских работ проведена ревизия рода *Typha* Вятско-Камского края, в результате которой выделен и описан новый для науки вид – *T. incana* Kapitonova et Dyukina sp. nov. (рогоз седой) и обозначены его диагностические признаки. Кроме него впервые для рассматриваемого региона приводятся еще 7 видов рогозов: *T. intermedia* Schur., *T. shuttleworthii* Koch et Sonder, *T. elata* Boreau, *T. elatior* Boenn., *T. laxmannii* Lepechin, *T.* × *glauca* Godron, *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev. Из 10 видов рода *Typha*, известных к настоящему времени с территории края, широко распространёнными являются *T. latifolia* L. и *T. angustifolia* L., к достаточно обычным в регионе видам можно отнести *T. intermedia* и *T. elata,* спорадически встречаются *T. incana*, *T.* × *glauca*, *T.* × *smirnovii* и *T. laxmannii* Lepechin, очень редкими видами являются *T. shuttleworthii* и *T. elatior*. На территории рассматриваемого региона все известные виды рогозов, кроме *T. shuttleworthii* и *T. elatior*, отнесены нами к синантропному элементу флоры, из них *T. laxmannii* включен в его адвентивную фракцию, причем этот вид проявляет четкую тенденцию к расширению ареала в северном направлении. *T. shuttleworthii*, вероятно, следует рассматривать в качестве реликтового вида с сокращающимся Европейско-Средиземноморским типом ареала, который требует дальнейшего тщательного изучения и, возможно, определенных мер по сохранению его популяций на территории ВКК.

Морфологическими исследованиями установлено, что ряд диагностических признаков рогозов (ширина листовой пластинки, толщина пестичной части соцветия, расстояние между тычиночной и пес-

тичной частями соцветия) имеют отличия от данных, указанных в отечественной литературе, что можно объяснить региональными особенностями морфологического строения рогозов, а также недостаточной степенью изученности ряда видов и гибридов рода *Typha* на территории России.

Анализ значений морфометрических и функциональных параметров рогозов позволил установить их зависимость от влияния ряда факторов окружающей среды. Так, получены данные, согласно которым высота репродуктивного побега и ширина листовой пластинки имеют статистически достоверное превышение значений на заиленных и глинистых субстратах, надземная биомасса и площадь ассимиляционной поверхности у большинства изученных видов имеют более высокие значения на грунтах с преобладанием илистой фракции. Выявлено, что ряд структурно-функциональных характеристик рогозов изменяется с увеличением глубины воды. Чувствительны к действию данного фактора *T. latifolia* (с глубиной регистрируется статистически значимое увеличение линейных размеров репродуктивного побега, листовой пластинки, пестичной и тычиночной частей соцветия), *T. angustifolia* (увеличивается количество листьев на репродуктивном побеге, линейные размеры листовой пластинки и пестичной части соцветия), *T. × glauca* (увеличивается количество и ширина листьев на репродуктивном побеге, длина и толщина пестичной части соцветия). Размеры вегетативных и генеративных органов *T. intermedia* наибольшей величины достигают на глубине 0,05-0,2 м.

Наиболее предпочтительными местообитаниями рогозов являются антропогенно нарушенные и искусственные, о чем свидетельствует высокая частота встречаемости рассматриваемых видов на данных типах экотопов, а также более высокие значения их структурно-функциональных параметров. Так, установлено, что на антропогенно трансформированных местообитаниях значения линейных размеров, величина надземной биомассы и площади ассимиляционной поверхности у изученных видов рогозов выше, чем на иных типах экотопов. Тем не менее, в экологически напряженных условиях антропогенных местообитаний, где отмечается высокий уровень техногенного загрязнения, некоторые морфо-функциональные параметры рогозов отражают неблагоприятное состояние растений. В частности, реакцией на отклонение интенсивности действующих экологических факторов от оптимальных значений является потеря пыльцой фертильности, что

может быть использовано для оценки качества окружающей среды и ведения биологического мониторинга состояния водных объектов.

Результаты анализа геоботанических материалов позволяют заключить, что описанные нами сообщества с доминированием представителей рода *Typha* могут быть объединены в 9 формаций, включающих 30 ассоциаций. Из них в пределах ВКК наиболее обычными и широко распространенными являются такие ассоциации, как Typhetum latifoliae, Lemno-Typhetum latifoliae, Alismo plantago-aquaticae-Typhetum latifoliae, Equiseto fluviatilis-Typhetum latifoliae, Heteroherboso-Typhetum latifoliae, Typhetum angustifoliae, Lemno-Typhetum angustifoliae. К редко встречающимся ассоциациям следует отнести Elodeeto canadensis-Typhetum angustifoliae, Agrostio stoloniferi-Typhetum angustifoliae, Typhetum incanae, Typhetum smirnovii, Alismo plantago-aquaticae-Typhetum smirnovii, Typhetum shuttleworthii.

Анализ экологических и фитоценотических предпочтений известных на территории ВКК видов рогозов свидетельствует в пользу отнесения их к рудеральным растениям и позволяет говорить об их в целом эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (R-стратеги). В наибольшей степени этому типу соответствуют *T. incana* и *T. elata*. У ряда видов на ее базе выработались промежуточные варианты, отражающие приспособительные реакции на условия, в которых происходило их становление. Так, в силу особенностей биологии и экологии *T. latifolia*, *T. shuttleworthii* и *T. angustifolia* являются успешными конкурентами на трансформированных местообитаниях и могут быть отнесены к видам с преимущественно виолент-эксплерентным типом стратегии (CR-стратеги). *T. intermedia* в естественных местообитаниях является успешным конкурентом, тогда как в антропогенных местообитаниях уступает свои позиции более сильным конкурентам (RC-стратег). *T. laxmannii* и *T.* × *smirnovii* способны выдерживать условия освещенности, доступности элементов минерального питания, концентрации солей в субстрате и др., значительно отклоняющиеся от оптимальных для большинства видов рогозов, показывая тем самым позиции эксплерент-патиентных организмов (RS-стратеги). В отличие от остальных видов рогозов *T.* × *glauca* является мощным конкурентом (C-стратег).

Установленные эколого-фитоценотические стратегии указывают на то, что популяции рогозов входят главным образом в сообщества начальных стадий сукцессионных серий. Это дает им широкие воз-

можности к заселению экстремальных условий с постоянным или периодическим влиянием экзогенных факторов, включая антропогенные (разнообразные вторичные переувлажненные и обводненные местообитания, мелководья водоемов с переменным гидрорежимом, нарушенные поймы, выработанные торфяники, карьеры и др.). В условиях стабильного режима функционирования экосистем (мелководья естественных и искусственных водоемов и водотоков с постоянным уровнем воды в течение вегетационного периода, ненарушенные болота) рогозы способны длительное время сохранять свои позиции доминирующего (или субдоминирующего) вида серийных сообществ, развивающихся под преимущественным влиянием эндогенных факторов.

Таким образом, полученные нами материалы существенно дополняют информацию по представителям рода *Typha* не только на территории ВКК, но и России в целом. Этот достаточно большой пласт научных исследований может быть положен в основу дальнейших работ по изучению видов рогозов и их сообществ, а по аналогии – и других групп растений. Наиболее результативным продолжением исследований в этом направлении представляется проведение детальных молекулярно-генетических исследований, а также расширение географии исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л. : Наука, Ленинград. отд-ние., 1969. – 275 с.

2. Алексеев Ю.Е., Мавродиев Е.В. Монокарпические побеги и жизненные формы видов рода *Typha* L. в связи с их систематикой // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2000. Т. 105, вып. 5. – С. 45–53.

3. Антипова А.В. География России: эколого-географический анализ территории: учеб. пособие. – М.: МНЭПИ, 2001. – 208 с.

4. Артеменко В.И. К флоре Камского водохранилища// Биология внутренних вод: Инф. бюлл. № 36. – Л.: «Наука», Ленинград. отд., 1977. – С. 41-45.

5. Атлас сосудистых растений Татарстана / Т. В. Рогова, В. Е. Прохоров, М. Б. Фардеева [и др.]. – Казань: Издел–Пресс, 2008. 304 с.

6. Бакин О.В., Ситников А.П. Новые и редкие в Татарстане виды сосудистых растений // Бот. журн. – 2005. Т. 90, № 1. – С. 66–71.

7. Бактыбаева З.Б. Использование водной и прибрежно-водной растительности реки Таналык для создания биологических очистных прудов на горнорудных объектах Зауралья: Автореф. дис. ... к.б.н. – Уфа, 2009. 23 с.

8. Баранова М.А. Основные типы устьичного аппарата // Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал.А. Федоров. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого и С.Г. Жилина. М.: Просвещение, 1978. С. 14-15.

9. Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. – Ижевск: Удмурт. ун-т, 2002. – 199 с.

10. Баранова О.Г., Леконцева Л.Р., Пузырев А.Н., Рубцова А.В., Тычинин В.А. Летняя полевая практика в Ботаническом саду: метод. Указания. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2009. 104 с.

11. Баранова О.Г., Пузырев А.Н., Туганаев В.В. Высшая растительность и флора Ижевского пруда // Ижевский пруд: Сб. ст. Ижевск, 2002. С. 89-117.

12. Барсегян А.М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. – Ереван: Изд-во АССР, 1990. – 353 с.

13. Башкортостан. Краткая энциклопедия / под ред. Р. З. Шакурова. – Уфа: Башкир. энцикл., 1996. – 669 с.

14. Берг Л.С. Природа СССР. – М.: Гос. изд-во геогр. лит., 1955. – 494 с.

15. Бобров А.А., Чемерис Е.В. Описание растительных сообществ в водоёмах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке // Гидроботаника: методология, методы: материалы школы по гидроботанике / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2003. – С. 105–116.

16. Бородин И.П. Курс анатомии растений / Под общ. ред. В.Н. Любименко. М.-Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.

17. Буданцев Л.Ю. Этапы флорогенеза в высоких широтах Бореальной области в эпоху раннего кайнофита // Бот. журн. – 2007. Т. 92, № 3. – С. 337-347.

18. Бутаков Г.П. Граница максимального оледенения в Вятско-Камском регионе // Физико-географические основы развития и размещения производительных сил Нечерноземного Урала: межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. – Пермь, 1981. – С. 102–110.

19. Бутаков Г.П. Плейстоценовый перегляциал на востоке Русской равнины. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 144 с.

20. Варфоломеева Т.А. Основные растительные формации Ижевского водохранилища и их продуктивность // Бот. журн. – 1976. Т. 61, № 6. – С. 896–900.

21. Варфоломеева Т.А. Сплавинная растительность Ижевского водохранилища // Гидробиол. журн. – 1977. Т. XIII, вып. 2. – С. 56–59.

22. Васильева З.В., Кириллова Г.А. Руководство к практическим занятиям по физиологии растений. Пособие для студентов пед. вузов. – М.: Просвещение, 1968. – 79 с.

23. Воробьев Н.И. Воды Татарской АССР. // Природа Татарии: науч.-популяр. очерки / сост. : В. Сементовский, Н. Воробьев [и др.]. – Казань: Татгосиздат, 1947а. – С. 138–140.

24. Воробьев Н.И. Растительность ТАССР. // Природа Татарии: науч.-популяр. очерки / сост. : В. Сементовский, Н. Воробьев [и др.]. – Казань: Татгосиздат, 1947б. – С. 238–241.

25. Волга А.А., Кравец В.В. Очистка и обессоливание воды в гидромелиоративном канале при помощи высших растений в условиях поливного хозяйства // Первая Всесоюзная конференция по высшим

водным и прибрежно-водным растениям: тез. докл. / АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод. – Борок: Изд-во ЯрПИ, 1977. – С. 107–109.

26. Гамалей Ю.В. Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. – Л.: Наука, 1988. – С. 67-84.

27. Гареев А.М. Реки и озёра Башкортостана. – Уфа: Китап, 2001. – 260 с.

28. География Коми-Пермяцкого автономного округа: учеб. пособие. – Пермь: Перм. кн., 1992. – 143 с.

29. Геологическое прошлое / В. И. Колчанов, И. А. Жуйкова, М. М. Пахомов [и др.] // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. – Т. 7. Природа. – С. 58–79.

30. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Удмуртской Республики в 1999 году: информац. изд-ние. – Ижевск: ИжГТУ, 2000. – 228 с.

31. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. 253 с.

32. Григорьев Ю.С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. – М.-.Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 157 с.

33. Дорофеев П.И. О третичной флоре Белоруссии // Бот. журн. – 1960. Т. 45, № 10. – С. 1418–1434.

34. Дорофеев П.И. Третичные флоры Западной Сибири. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 346 с.

35. Дюкина (Платунова) Г.Р. Видовое разнообразие, распространение, морфологическая и эколого-фитоценотическая характеристика семейства *Typhaceae* L. в Удмуртской Республике // Экология от генов до экосистем: материалы конф. молодых учёных / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Академ-книга, 2005а. – С. 72–74.

36. Дюкина (Платунова) Г.Р. К изучению распространения *T.* × *glauca* Godron и *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodijev в Удмуртской Республике // Материалы всеросс. науч. конф. «Современные аспекты экологии и экологического образования» / Казан. гос. ун-т, Эколог. фак., АН Респ. Татарстан, Мин-во экологии и природных ресурсов Респ. Татарстан. – Казань, 2005б. – С. 210–211.

37. Дюкина (Платунова) Г.Р. К изучению биомассы некоторых видов рогозов на территории Вятско-Камского края. // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых учёных / УрО РАН, Ин-т

экологии растений и животных. – Екатеринбург: Академ-книга, 2006. – С. 63–65.

38. Дюкина (Платунова) Г.Р. К изучению биомассы рогозов на территории Вятско-Камского края // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. I (XIV) Всерос. молодёж. науч. конф. / Ин-т биологии КНЦ УрО РАН; [ред. А. И. Таскаев]. – Сыктывкар, 2007а. – С. 79–81.

39. Дюкина (Платунова) Г.Р. Некоторые аспекты морфологического строения рогозов (*Typha* L.) с территории Вятско-Камского края // Биология внутренних вод: материалы докл. XIII Междунар. молодёж. конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2007б. – С. 74–78.

40. Дюкина (Платунова) Г.Р. К изучению хорологии и экологии *Typha* × *glauca* Godron, *T.*×*smirnovii* E. Mavrodijev и *T. intermedia* Schur // Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье: материалы науч.-практ. конф. по изучению экологии и географии Среднего Поволжья / Татар. гос. гуманит.-педагог. ун-т. – Казань: Новое знание, 2008а. – С. 119–121.

41. Дюкина (Платунова) Г.Р. Изменчивость структурно-функциональных показателей рогозов (*Typha* L.) в зависимости от влияния эдафических факторов // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара / Отв. ред. Н.В. Глотов; науч. ред. В. В. Туганаев; ГОУ ВПО "Удмурт. гос. ун-т", ГОУ ВПО "Мар. гос. ун-т". – Ижевск: Книго-Град, 2008б. – С. 254–256.

42. Дюкина (Платунова) Г.Р. Эколого-морфологическая характеристика таксонов рода *Typha* L. // XXXVI Итоговая студенческая науч. конф., посвящ. 450-летию добровольного вхождения Удмуртии в состав Российского Государства: материалы конф. / Удмурт. гос. ун-т; отв. ред. Н.И. Леонов. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 2008в. – С. 63–65.

43. Дюкина (Платунова) Г.Р., Капитонова О.А. Рогозы как синантропный компонент флоры // Адвентивная и синантропная флора России и сопредельных стран: состояние и перспективы: Материалы III Междунар. науч. конф. / под ред. О.Г. Барановой, А.Н. Пузырёва. – Ижевск, 2006. – С. 41–42.

44. Егошина Т.Л., Лугнина Е.А., Орлов П.П., Шулятьева Н.А. Особенности элементного состояния макрофитов техногенных место-

обитаний // V Всероссийская конф. по водным растениям «Гидроботаника 2000»: тез. докл. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Борок, 2000. – С. 137–138.

45. Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). – Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. – 242 с.

46. Ефимова Т.П. Определитель растений Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – 224 с.

47. Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования. – М.: Высш. шк., 1960. – 191 с.

48. Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение I. Генезис фауны и флоры в третичное время. Палеоген // Поволжский экологический журн. 2002. № 1. С. 19-27.

49. Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 288 с.

50. Зубаков В.А., Борзенкова И.И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 216 с.

51. Зубарева Л.А. Растительный покров // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. – Т. 7. Природа. – С. 343–358.

52. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: учеб. пособие. – Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1992. – 168 с.

53. Илларионов А.Г. Основные черты орографии // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 20-39.

54. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминых [и др.]; под ред. С.А. Овеснова; Пермский гос. ун-т. – Пермь: Кн. мир, 2007. – 742 с.

55. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие для студ. Высш. пед. учеб. заведений. – М.: Издательский центр «Академия», 2001. – 432 с.

56. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях: пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 439 с.

57. Кадастр редких и исчезающих видов растений Иркутской области [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://ecologyserver.icc.ru/RedBook/owa/show_all_plants (26.12.2006).

58. Капитонова О.А. Новые данные по флоре водоёмов Удмуртии. // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. разнообразие Удмурт. Респ. – 1999. Вып. 2., № 7. – С. 135–137.

59. Капитонова О.А. О распространении рогоза Лаксмана в Удмуртии // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: тез. докл. XII Междунар. конфер. молодых учёных / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Борок, 2002. – С. 7–8.

60. Капитонова О.А. Таксономический состав и распространение рогозов (*Typha, Typhaceae*) в Удмуртской Республике // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: тез. докл. междунар. конф. – М.; СПб., 2005. – С. 39.

61. Капитонова О.А. Флора водных макрофитов Ижевского водохранилища // Международ. науч. конф. «75 лет высшему образованию в Удмуртии»: Матер. конф.: Ч. 2. Естественные науки. Ижевск, 2006а. С. 63.

62. Капитонова О.А. Флора макрофитов Удмуртской Республики // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: материалы III Междунар. науч. конф. – Оренбург: Принт-сервис, 2006б. – С. 68–70.

63. Капитонова О.А. Макрофиты в условиях промышленной среды: монография. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 2007. – 168 с.

64. Капитонова О.А. Таксономический состав и эколого-хорологическая характеристика рдестов (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) Вятско-Камского Предуралья // Ботанические исследования на Урале: Материалы региональной с международным участием науч. конф., посвящ. памяти П.Л. Горчаковского / Отв. ред. С.А. Овеснов; Перм. гос. ун-т. – Пермь, 2009. – С. 151-155.

65. Капитонова О.А. Экология Удмуртской Республики: Учеб. пособие. – Ижевск: Издательство «Удмуртский университет», 2010. – 381 с.

66. Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский Журн. Биол. Инвазий. 2011, № 1. С. 34-43.

67. Капитонова О.А., Дюкина (Платунова) Г.Р. Род *Typha* L. В Удмуртии: таксономический состав, распространение, экология // Вест. Удм. ун-та. – 2005. №10. – С. 41–50.

68. Капитонова О.А., Дюкина (Платунова) Г.Р. О малоизвестных видах рогозов (*Typha* L.) во флоре Вятско-Камского междуречья // Материалы VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника-2005» / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2006. – С. 264–266.

69. Капитонова О.А., Дюкина (Платунова) Г.Р. Новый вид *Typha* (*Typhaceae*) из Удмуртии // Бот. журн. – 2008. Т. 93, № 7. – С. 1132–1134.

70. Капитонова О.А., Дюкина (Платунова) Г.Р. История становления и современное распространение видов рода рогоз (*Typha* L.) Вятско-Камского Предуралья // Известия Самарского НЦ РАН. – 2009. Т. 11, № 1 (4). – С. 596-603.

71. Капитонова О.А., Капитонов В.И., Дюкина (Платунова) Г.Р. О видовом разнообразии рогозов Вятско-Камского междуречья // Шестая российская университетско-академическая научно-практическая конференция: материалы докл. / УдГУ, Естеств.-гуманит. науч.-образов. комплекс (ЕГНОК); отв. ред. В.А. Журавлев. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 2005. – С. 40.

72. Капитонова О.А., Капитонов В.И., Дюкина (Платунова) Г.Р. Популяция рогоза Шутлеворта (*Typha shuttleworthii*) на восточном пределе распространения. // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара / отв. ред. Н.В. Глотов; науч. ред. В.В. Туганаев. – Ижевск: Книго-Град, 2008. – С. 144–146.

73. Капитонова О.А., Капитонов В.И., Дюкина (Платунова) Г.Р., Тукманова С.Р. Новые и редкие для Вятско-Камского края виды растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2009. Т. 114, вып. 3. – С. 59.

74. Капитонова О.А., Мельников Д.Г. Флора Берёзовского залива Воткинского пруда (Удмуртская Республика). // Вест. Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2003. – С. 21–37.

75. Капитонова О.А., Папченков В.Г. Новые флористические находки в Удмуртской Республике // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2003. Т. 108, вып. 6. – С. 64–65.

76. Капитонова О.А., Сорокин А.Н., Крутских Е.В., Иванова А.В. Материалы к изучению флоры макрофитов западных подстепных

ильменей // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». – 2011. Вып. 12. – С. 137-143.

77. Капитонова О.А., Тукманова С.Р., Дюкина (Платунова) Г.Р. О новых и редких для Вятско-Камского края видах растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2006. Т. 111, вып. 6. – С. 74–75.

78. Капитонова О.А., Тукманова С.Р., Калиниченко О.В. Некоторые особенности биологии и анатомо-морфологического строения макрофитов в условиях теплового загрязнения поверхностных вод // Вест. Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2004. № 10. – С. 51–62.

79. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.

80. Кликашева А.Н. Воды земные // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. – Т. 7. Природа. – С. 175–199.

81. Клобукова-Алисова Е.Н. Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии. Т. 1. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – 218 с.

82. Ковриго В.П. Почвы Удмуртской Республики: монография. – Ижевск: РИО Ижевская ГСХА, 2004. – 490 с.

83. Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М.: МГУ, 1982. – С. 3–50.

84. Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С. Палеопрогнозная концепция в региональной экологии (на примере Волжского бассейна) // Успехи современной биологии. – 2004. Т. 124, № 5. – С. 403–418.

85. Кононов В.А., Просяный В.С. Водная растительность и её использование в прудовом и рыбном хозяйстве. – Киев: Гос. изд-во с-х. лит-ры УССР, 1949. – 32 с.

86. Кондратюк Е.Н., Чорнонг Г.А., Глухов А.З. [и др.]. О кормовых свойствах некоторых прибрежно-водных растений Донбасса // Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: тез. докл. / АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод. – Борок: Изд-во ЯПИ, 1977. – С. 116–117.

87. Конспект флоры Удмуртии / О.Г. Баранова, Н.Г. Ильминских, А.Н. Пузырёв [и др.]; под ред. проф. В. В. Туганаева. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 1992. – 141 с.

88. Кормовая база в охотничьих хозяйствах / Е.А. Даниленко, В.А. Кузьмин, И.Ф. Кузьмин, А.Н. Лихачев, Г.В. Хахин. – М.: Лесн. пром-ть, 1979. 96 с.

89. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука, 1989. – 264 с.

90. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы) / гл. ред. А.И. Щеповских. – Изд. 2-е. – Казань: Идел-Пресс, 2006. – 832 с.

91. Краснова А.Н. К морфологии и экологии видов рода *Typha* L. озёр Северо-Двинской водной системы // Биология внутренних вод. – Л., 1986. – С. 22–24.

92. Краснова А.Н. Экология и фитоценология видов рода *Typha* L. озёр Северо-Двинской водной системы // Гидробиол. журн. – 1998. Т. 24, № 1. – С. 8–11.

93. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы: монография. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 1999. 200 с.

94. Краснова А.Н. К систематике *Typha* L. подсекции *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl (*Typhaceae*) [Электронный ресурс] / А. // Althenia. – 2003. Вып. 1. – Режим доступа: http : // Althenia. (10.05.2008).

95. Краснова А.Н., Дурникин Д.А. К систематике сибирских таксонов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Turczaninowia. 2003, 6(2): 8-15.

96. Криштофович А.Н., Палибин И.В., Шапаренко К.К., Ярмоленко Т.Н., Байковская Т.Н., Грубов В.И., Ильинская И.А. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане / Под ред. чл.-корр. АН СССР А.Н. Криштофовича // Палеоботаника. Вып. 1. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 1–180.

97. Кроткевич П.Г. Роль растений в охране водоема. – М.: Знание, 1982. – 64 с.

98. Крылов Г.С. Выращивание рыбопосадочного материала карпа в первой зоне прудового рыбоводства: монография. – Ижевск: РИО ФГОУВПО Ижевская ГСХА, 2004. – 143 с.

99. Кузнецов М.Ф. Микроэлементы в почвах Удмуртии. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 1994. – 287 с.

100. Кузницын М.А. Геоморфологические районы. // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. Т. 7. Природа. – С. 137–141.

101. Кузьминых Е.К. Воды. // Природа Удмуртии / науч. ред. А.И. Соловьев. – Ижевск, 1972. – С. 65–88.

102. Кузьмичёв А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 215 с.

103. Кузьмичёв А.И., Краснова А.Н. Флора и растительность Северо-Двинской водной системы. // Бот. журн. – 1989. Т. 74, № 3. – С. 358–362.

104. Кузьмичёв А.И., Краснова А.Н. Парциальные флоры пресных водоёмов Европейской России // Бот. журн. – 2001. Т. 86, № 1. – С. 65–72.

105. Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. Вузов. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

106. Лактионов А.П. Новые и редкие таксоны флоры Астраханской области и северо-западного Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2002. Т. 107, вып. 2. – С. 60–61.

107. Лактионов А.П. Флора Астраханской области: монография. – Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2009. – 296 с.

108. Лапиров А.Г. Основные термины и понятия гидроботаники // Бот. журн. – 2002. Т. 87, № 2. – С. 113–116.

109. Лапиров А.Г. Экологические группы растений водоемов // Гидроботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидроботанике / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: ОАО Рыбин. дом печати, 2003. – С. 5-22.

110. Лепилова Т.К. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности // Инструкция по биологическим исследованиям вод / под ред. К.М. Дерюгина. – Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 1934. – Ч. 1, раздел А, вып. 5. – С. 48.

111. Леонова Т.Г. Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР. // Новости сист. высш. раст. – 1976. Т. 13. – С. 8–15.

112. Леонова Т.Г. Семейство Рогозовые // Флора европейской части СССР / под ред. А. А. Федорова. – Л.: Наука, 1979. Т. 4. Покрытосеменные. Двудольные. Однодольные. – С. 326–330.

113. Леонова Т.Г. Порядок Рогозовые // Жизнь растений / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1982. – Т. 6. – С. 461–466.

114. Лисицына Л.И. Гербаризация водных растений и оформление коллекций // Гидроботаника: методология, методы: материалы школы по гидроботанике / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2003. – С. 49–55.

115. Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: определитель сосудистых растений / отв. ред. И.М. Распопов. – М.: Наука, 2000. – 237 с.

116. Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоёмов волжского бассейна: определитель цветковых растений. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. – 220 с.

117. Лисицына Л.И. Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоёмов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 219 с.

118. Лихачева Т.В. Эколого-фитоценотические закономерности распределения растительного покрова водохранилищ Удмуртской Республики: Дис. … канд. биол. наук. – Ижевск, 2007. – 241 с.

119. Лукина Е.В., Никитина И.Г. Классификация высших водных растений // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья: эколог. сб. ст. – Горький, 1985. Вып. 2. – С. 26–29.

120. Мавродиев Е.В. Рогоз узколистный // Биологическая флора Московской области. – М., 1997. Вып. 13. – С. 4–29.

121. Мавродиев Е.В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: автореф. дисс. … канд. биол. наук. – М., 1999. – 19 с.

122. Мавродиев Е.В. *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepechin) и некоторые другие гибридные рогозы территории юго-востока России. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2000. Т. 105, вып. 4. – С. 65–69.

123. Мавродиев Е.В. *Rohrbachia* – новый род семейства *Typhaceae* // Бот. журн. – 2001. Т. 86, № 9. – С. 120–124.

124. Мавродиев Е.В. *Typha tichomirovii* Mavrodiev и *Cryptobasis mariae* Mavrodiev – новые виды с юго-востока европейской России и из Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107, вып. 5. С. 77-79.

125. Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. О диагностике и систематическом положении *Typha* × *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1998. Т. 103, вып. 6. С. 51–54.

126. Мавродиев Е.В., Сухоруков А.П. Некоторые новые и критические таксоны флоры крайнего юго-востока Европы. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2006. Т. 111, вып. 1. – С. 77–83.

127. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – Л.: Колос, 1964. – 880 с.

128. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2006. – 600 с.

129. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды / Д. В. Дубына, С. Гейны, З. Гроудова [и др.]. – Киев: Наукова думка, 1993. – 435 с.

130. Марков М.В. Пойма // Природа Татарии: науч.-популяр. очерки / сост. : В. Сементовский, Н. Воробъев [и др.]. – Казань: Татгосиздат, 1947. – С. 261–271.

131. Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24-18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Доклады АН. 2002. – Т. 386, № 5. – С. 681-685.

132. Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: учеб. пособие. – Изд. 2-е, доп. и перераб. – Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2005. – 282 с.

133. Мейен С.В. Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987. – 405 с.

134. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

135. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.

136. Морозов Н.В., Петров Г.Н. Опыты по самоочищению воды от нефти в присутствии водной растительности. // Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. – М.: Наука, 1972. – С. 42–46.

137. Морозов Н.В. Применение макрофитов для очищения поверхностных вод от удобрений, смываемых с сельскохозяйственных угодий // Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: тез. докл. / АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод. – Борок: Изд-во ЯрПИ, 1977. – С. 129–131.

138. Морфологическая характеристика почв: метод. указ. к курсу «География почв с основами почвоведения» / сост. М. Ф. Кузнецов. – Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 1997. – 34 с.

139. Наумова Н.А., Осипова Н.В. Таинственная сила цветов. – М.: Панорама, 1993. – 136 с.

140. Нейштадт М.И. Определитель растений средней полосы европейской части СССР. – Изд.6-е, перераб. и доп. – М.: Учпедгиз, 1963. – 640 с.

141. Новенко Е.Ю., Зюганова И.С., Козлов Д.Н. Эволюция растительного покрова в позднем плейстоцене на территории Центрально-лесного заповедника. // Известия РАН. Серия географическая. – 2008. №1. – С. 87–99.

142. Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. – 473 с.

143. Нотов А.А., Шубинская Н.В., Маркелова Н.Р. [и др.] Новые и редкие адвентивные растения Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2002. Т. 107, вып. 2. – С. 47–48.

144. О состоянии окружающей природной среды Удмуртской Республики в 2008 г.: государственный доклад. – Ижевск: Изд-во ИжГТУ, 2009. – 247 с.

145. Овёснов С.А. Конспект флоры Пермской области. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. – 252 с.

146. Определитель высших растений Башкирской АССР: Сем. Onocleaceae – Fumariaceae / Ю.Е. Алексеев, Е.Б. Алексеев, К.К. Габбасов и др. Отв. ред. Е.В. Кучеров, А.А. Мулдашев. – М.: Наука, 1988. – 315 с.

147. Осипова Н.В. Современный цветочный дизайн. – М.: ОЛМА-ПРЕСС, 2001. – 256 с.

148. Папченков В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Бот. журн. – 1985а. Т. 70, № 2. – С. 208-214.

149. Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. – 1985б. № 6. – С. 8–13.

150. Папченков В.Г. О новых и редких видах флоры Татарстана. // Бот. журн. – 1993. Т. 78, № 9. – С. 73–79.

151. Папченков В.Г. Закономерности зарастания водотоков и водоёмов Среднего Поволжья: автореф. дис. … д-ра биол. наук. – СПб., 1999. – 48 с.

152. Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья: монография. – Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. – 214 с.

153. Папченков В.Г. Продукция макрофитов вод и методы её изучения // Гидроботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидроботанике / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: ОАО Рыбин. дом печати, 2003а. – С. 137–145.

154. Папченков В.Г. О соотношении надземной и подземной биомасс растений водоёмов // Биология внутренних вод. – 2003б. № 2. – С. 63–68.

155. Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидроботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидроботанике / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Рыбинск: ОАО Рыбин. дом печати, 2003. – С. 27-38.

156. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – Изд. 4-е, перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 270 с.

157. Пахомов М.М., Прокашев А.М., Пупышева С.А., Пахомова О.М. Позднеледниковая трансформация почвенного и растительного покрова Вятско-Камского региона // Известия АН. Сер. Географическая. – 2003. № 5. С. 92-96.

158. Пашкевич В.Ю., Юдин Б.С. Водные растения и жизнь животных. – Новосибирск: Наука, 1978. – 128 с.

159. Переведенцев Ю.П., Шерстюков Б.Г., Исмагилов Н.В. Температурный режим атмосферы // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 100-120.

160. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. – М.: Наука, 1976. – 508 с.

161. Полевая геоботаника. Т. 5. Строение растительных сообществ / под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. – Л.: Наука, 1976. – 320 с.

162. Полозов М.Б. Типология лесов Удмуртии // Леса Удмуртии: Сб. ст. / Под ред. проф. В.В. Туганаева. – Ижевск: Удмуртия, 1997. – С. 35-65.

163. Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в сообществах // Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 209–299.

164. Поплавская Г.И. Экология растений. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Сов. наука, 1948. – 296 с.

165. Программа и методика биогеоценологических исследований / под ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 403 с.

166. Прокашев А.М., Жуйкова И.А., Пахомов М.М. История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послеледниковье. – Киров: Изд-во ВГГУ, 2003. – 142 с.

167. Проханов Я.И. Класс однодольных, его таксономическая обоснованность и положение в системе сосудистых растений / Проблемы филогении высших растений // Труды МОИП. – М.: Наука, 1974. – Т. LI. Секция ботаники. – С. 75–103.

168. Прыткова М.Я. Научные основы и методы восстановления озёрных экосистем при разных видах антропогенного воздействия. – СПб.: Наука, 2002. – 148 с.

169. Пузырев А.Н. Изучение адвентивной флоры в Удмуртской Республике // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международ. научн. конф. – Ижевск, 2006. – С. 83-84.

170. Пузырёв А.Н. О находках адвентивных видов растений на шоссейных дорогах Удмуртии // Вест. Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2006. № 10. – С. 25–36.

171. Радкевич О.Н. Количественно-анатомический анализ листа риса, культивируемого в условиях различной влажности // Вопросы экологии и биоценологии: Сб. ст. – М.-Л.: Гос. медицинское изд-во, 1934. – С. 168-187.

172. Распопов И.М., Папченков В.Г., Соловьева В.В. Сравнительный анализ водной флоры России и мира // Известия Самарского научного центра РАН. – 2011. Т. 13. № 1. – С. 16-27.

173. Растительное сырье СССР / под ред. М.М. Ильина. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 661 с.

174. Растительность Европейской части СССР / АН СССР, Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова; под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.

175. Растительные ресурсы России и сопредельных государств: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Butomaceae – Typhaceae* / под ред. А.Л. Буданцева. – СПб.: Наука, 1994. – 271 с.

176. Растительный мир Прикамья / В.А. Верещагина, А.А. Акулов, Л.А. Антонова [и др.]. – Пермь: Перм. кн. изд-во, 1988. 165 с.

177. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы. – М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. – 367 с.

178. Рогоз (*Typha*). Сем. Рогозовые [Электронный ресурс] // Энциклопедия. – Режим доступа : http://sad.zeleno.ru/greens.php (26.12.2006).

179. Русских А.В. Подземные воды // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. – Т. 7. Природа. – С. 237–260.

180. Рысин И.И. Водные ресурсы // Природные ресурсы и экология Удмуртии / сост. А. К. Осипов. – Ижевск, 1995. – С. 36–47.

181. Рысин И.И. Овражная эрозия Удмуртии. – Ижевск : УдГУ, 1998. – 274 с.

182. Рысин И.И. Водные ресурсы // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 161-181.

183. Рысин И.И. Почвы и земельные ресурсы // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 182-203.

184. Рычин Ю.В. Флора гигрофитов: определитель по вегетатив. признакам сосудистых растений водоемов и сырых и влажных местообитаний централ. части Европ. территории СССР. – М.: Сов. наука, 1948. – 448 с.

185. Рычин Ю.В., Сергеева П.В. Водная и прибрежная флора: крат. определитель по вегетатив. признакам прибрежных и водных сосудистых растений централ. части Европ. территории СССР. – М.: Изд-во Наркомпроса РСФСР, 1939. – 184 с.

186. Савиных Н.П. О подходах к классификации водных растений // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всеросс. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 179-185.

187. Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидроботаника: прибрежно-водная растительность: учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений. – М.: Академия, 2005. – 240 с.

188. Свириденко Б.В. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана: монография. – Омск: Изд-во Омского гос. педагог. ун-та, 2000. – 196 с.

189. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). – М.: Высш. шк., 1962. – 377 с.

190. Скворцов А.К. Логика и аналогии в теории эволюции // Природа. 1988, № 1. С.16-25; № 3. С.74-84. – В кн: Скворцов А.К. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики (избранные статьи). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 10-45.

191. Смоляков П.Т. Климат и погода в Татарской АССР // Природа Татарии: науч.-популяр. очерки / сост.: В. Сементовский, Н. Воробъев [и др.]. – Казань: Татгосиздат, 1947. – С. 128–137.

192. Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. – Киров: ООО «Лобань», 2008. – 355 с.

193. Соловьев А.Н. Озёра. // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. Т. 7. Природа. – С. 200–222.

194. Сорные растения СССР. Т. 1 / под ред. Б. А. Келлера, В. Н. Любименко, А. И. Мальцева [и др.]. – М.; Л.: АН СССР, 1934. – 448 с.

195. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8 / Отв. Ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1996. С. 355-357.

196. Сосудистые растения Татарстана / О.В. Бакин, Т.В. Рогова, А.П. Ситников. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. – 496 с.

197. Стурман В.И. История геологического развития // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 13-14.

198. Сухоруков А.П. Дополнение к флоре Тамбовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2001. Т. 106, вып. 2. – С. 65–66.

199. Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Сосудистые растения. – Киров: Киров. обл. тип., 2007. Ч. 1. – 440 с.

200. Таубаев Т.Т. Флора и растительность водоёмов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве. – Ташкент: ФАН, 1970. – С. 40–41.

201. Таубаев Т.Т. Флора и растительность сбросовых водоёмов Узбекистана // Первая всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: тез. докл. / АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод. – Борок: Изд-во ЯрПИ, 1977. – С. 31–33.

202. Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. – М.: Сов. наука, 1954. – 96 с.

203. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.

204. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

205. Третьякова А.С. Роль железнодорожных магистралей в формировании синантропной флоры Среднего Урала // Экология. – 2010, № 2. – С. 102-107.

206. Туганаев В.В. Общие сведения о лесе // Леса Удмуртии: сб. ст. / под ред. В.В. Туганаева. – Ижевск: Удмуртия, 1997. – С. 21–27.

207. Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. – 128 с.

208. Туганаев А.В., Туганаев В.В. Состав, структура и эволюция агроэкосистем европейской России (лесная и лесостепная зоны) в средневековье (VI-XVI вв. н.э.). – Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2007. – 198 с.

209. Тупотилова А.Н. Физико-географическая характеристика Удмуртской АССР. – Ижевск: Удмуртия, 1965. – С. 9–16.

210. Удмуртская Республика = Удмурт Элькун: энциклопедия / гл. ред. В.В. Туганаев; ред. В.Н. Ившин; редкол.: Ю.С. Питкевич, В.П. Бовин, В.В. Богатырёв [и др.]. – 2-е изд., испр., доп. – Ижевск: Удмуртия, 2008. – 765 с.

211. Уланов А.Н., Журавлева Е.Л. Болота // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. Т. 7. Природа. – С. 223–233.

212. Федорова А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. – М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2003. – 288 с.

213. Федорук А.Т. Ботаническая география. Полевая практика. – Минск: Изд-во БГУ им. В. И. Ленина, 1976. – С. 134–135.

214. Федченко Б.А. Семейство рогозовые – *Typhaceae* J. // Флора СССР / Гл. ред. В. А. Комаров. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. – С. 209–216.

215. Феофраст. Исследование о растениях; пер. с древнегреч. М.Е. Сергиенко; под ред. И.И. Толстого и Б.К. Шишкина. – Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 589 с.

216. Флора Азербайджана / под ред. И. И. Крягина. – Баку: Изд-во АН АССР, 1950. – 230 с.

217. Флора Западной Сибири: Руководство к определению западно-сибирских растений: Второе дополненное и расширенное издание «Флоры Алтая и Томской губернии» П. Крылова. Вып. 1. Pteridophyta – Hydrocharitaceae. Томск: Изд. Томского Отделения РБО, 1927. 138 с.

218. Флора северо-востока европейской части СССР / под ред. А. И. Толмачёва – Л.: Наука, 1974. Т. 1. – 274 с.

219. Фомина Ю.А. Сухие и искусственные цветы. – М.: Ниола, 21 век, 2003. – 144 с.

220. Френкель М.О. Климат // Энциклопедия земли Вятской / сост. А.Н. Соловьев; ред. Н.И. Перминова; обл. писат. орг.; Адм. Киров. обл. – Киров: Вятка, 1997. Т. 7. Природа. – С. 142–165.

221. Цвелёв Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1972. С. 5–16.

222. Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений. // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб., 1992. – С. 193–201.

223. Цвелёв Н.Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений // Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции). – СПб., 2000а. Т. 3. – С. 137–141.

224. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000б. – 781 с.

225. Чепинога В.В. Система гидроморфных экотопов для изучения парциальных флор водных и прибрежно-водных растений на примере ландшафтов южного Предбайкалья // Растительный покров Байкальской Сибири: сб. ст., посвященный 100-летию со дня рождения Н. А. Еповой. – Иркутск, 2003. – С. 146–153.

226. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.

227. Чернов В.Н., Чернова Е.П. Флора озер Карелии. – Петрозаводск: Изд-во КФССР, 1989. – С. 48–49.

228. Шадрин В.А. Некоторые экологические и ландшафтные особенности редких видов растительного покрова Удмуртии // Вест. Удм. ун-та. Сер. Экология. – 2001. №1. – С. 60–61.

229. Шалавина В.С., Капитонова О.А. Растительность рыбохозяйственных прудов СГУП «Рыбхоз «Пихтовка» (Удмуртская Республика) // Антропогенная трансформация природной среды: материалы междунар. семинара молодых ученых (14-17 декабря 2009 г.) / Перм. гос. ун-т. – Пермь, 2009. – С. 150-155.

230. Шалавина В.С., Капитонова О.А. Флора рыбохозяйственных водоемов рыбхоза «Пихтовка» (Удмуртская Республика) // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 1. С. 101-110.

231. Шанталинский К.М., Шерстюков Б.Г. Атмосферные осадки // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 127-134.

232. Шендриков М. Почвы Татарской Республики // Природа Татарии: науч.-популяр. очерки / сост.: В. Сементовский, Н. Воробьев [и др.]. – Казань: Татгосиздат, 1947. – С. 224–237.

233. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. / Ин-т экологии Волж. бассейна. – М.: Наука, 2005. – 281.

234. Шмитхюзен И. Общая география растительности: пер. с нем. – М.: Прогресс, 1966. – 311 с.

235. Щербаков А.В., Девятов А.Г., Барзионова Т.В. Находки редких видов водных сосудистых растений на востоке Рязанской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2004. Т. 109, вып. 3. – С. 77–78.

236. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.) / Отв. ред. А.К. Маркова, Т. Ванн Кольфсхотен. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 556 с.

237. Юнусов И.И. Флора и растительность биологических прудов и полей испарения сточных вод в Узбекистане. – Ташкент: ФАН, 1983. – 70 с.

238. Юрцева О.В. Роль гибридизации в эволюции растений // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». – Рыбинск, 2006. – С. 58-70.

239. Якубовский К.Б., Мережко А.И., Нестеренко Н.П. Накопление высшими водными растениями элементов минерального пита-

ния // Биологическое самоочищение и формирование качества воды = Biological self-cleaning and formation of the water quality: материалы симпозиума. / отв. ред. М.М. Телитченко; Моск. об-во испытателей природы. – М.: Наука, 1975. – С. 57–62.

240. A treatise on limnology. Lymnological botany / G.E. Hutchinson. – New York; London; Sydney; Toronto: John Wiley & souns, 1975. V. 3. – P. 113–485.

241. Angeloni N.L., Jankowski K.J., Tuchman N.C., Kelly J.J. Effects of an invasive cattail species (*Typha × glauca*) on sediment nitrogen and microbial community composition in a freshwater wetland // FEMS Microbiol Lett. – 2006. V. 263. P. 86-92.

242. Asaeda T., Hai Ngoc, Manatunge J. [et al.]. Latitudinal characteristics of below- and above-ground biomass of *Typha*: a modelling approach // Annals of Botany. – 2005. V. 96. – P. 299–312.

243. Baryla J., Broz E., Czylok A., Michalewska A., Nikel A., Nobis M., Piwowarczyk R., Poloczek A. Typha Laxmannii Lepech. The New, Expansive Kenophyte in Poland: Distribution and Taxonomy // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2005. Vol. 74, No. 1: 25-28.

244. Bayly I.L., O´Neill T.A. Seasonal ionic fluctuations in *Typha glauca* community // Ecology. – 1972. Vol. 53, №. 4. – P. 714–719.

245. Bellavance M.-E., Brisson J. Spatial dynamics and morphological plasticity of common reed (*Phragmites australis*) and cattails (*Typha* sp.) in freshwater marshes and roadside ditches // Aquatic Botany. – 2010. V. 93, I. 2. – P. 129-134.

246. Bruquetas de Zozaya, I. Y., Neiff J.J. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina) // Aquatic Botany. – 1991. V. 40. – P. 185–193.

247. Casper S.J., Krausch H-D. *Pteridophyta* und *Antophyta* / // Süßwasserflora von Miltteleuropa. – Jena: Gustav Fischer, 1980. V. 23. – S. 91–100.

248. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, concluded at Berne on 19 september 1979 // United Nations, Treaty Series. – 1993. V. 1704, A-21159, №. 21159. – P. 374–403.

249. Cook C.D.K. Typha L. // Flora Europaea. Vol. 5. Alisamataceae to Orchidaceae. / Ed. S.M. Walters. – Cambridge: Cambridge University Press, 1980. P. 275-276.

250. Davis S.M. Growth, decomposition, and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades // Aquat. Bot. – 1991. V. 40. – P. 203–224.

251. Dogan Y., Nedelcheva A.M., Obratov-Petković D., Padure I.M. Plants used in traditional handicrafts in several Balkan countries // Indian Journal of Traditional Knowledge. – Vol. 7 (1), January 2008. - Pp. 157-161.

252. Ecosystems of Florida / edited by R. S. Myers, J. J. Ewel. – Orlando: University of Central Florida Press, 1990. – 765 p.

253. Engler. Syllabus der pflanzenfamilien. – Gebruder Borntraeger: Berlin-Nicolasse. – 1964. II Band. – P. 601–602.

254. European corridors – example studies for the Pan-European Ecological Network / M. & T. van der Sluis (eds.). Bloemmen. – Wageningen, Alterra, Alterra-report. – 2004. – 102 p.

255. Finlayson C. M. Short-term responses of young *Typha domingensis* and *Typha orientalis* plants to high levels of potassium chloride. // Aquat. Bot. 1984. – V. 20. – P. 75–85.

256. Flora Iberica: Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. XVIII. Cyperaceae-Pontederiaceae / Eds.: S. Castroviejo (Madrid), M. Luceño (Sevilla), A. Galan (Madrid) [et al.]. – Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC, 2007. 420 p.

257. Fraga J.M.P., Kvet J. Production Dynamics of *Typha domingensis* (Pers.) Kunth Populations in Cuba // J. Aquat. Plant Manage. 31: 1993. P. 240-243

258. Galen S.S. Natural hybridization among three species of cattail (*Typha*) in California. // American journal of botany. – 1962. V. 49. July. – P. 678.

259. Geze J.-B. Etudes botaniques et agronomiques. Sur les Typha et quelques autres plantes palustres. Villefranche-de-Rouergue: Societe anonyme d´imperimerie, 1912. 174 p.

260. Grant V. Plant speciation. – New York: Colambia University Press, 1981. – P. 193–255.

261. Grace J.B. The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water-depth gradient // Aquat. Bot. – 1988. V. 31. – P. 83–92.

262. Grace J.B., Wetzel R.G. Long-term dynamics of Typha populations // Aquat. Bot. – 1998. V. 61 (2). – P. 137-146.

263. Graebner P. *Typhaceae* // Das pflanzenreich. – Leipzig, 1900. H. 2. (IV.8). – 18 s.

264. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester; New York; Brisbane; Toronto: John Wiley & souns, 1979. – 222 p.

265. Gyltz M.L., Myzer W.C. A preliminary repory on an exreriment to cattail die-off. // Ecology. – 1954. V. 35, № 3. – P. 418.

266. Harris S.W., Marshall W.H. Ecology of water-level manipulations on a northern marsh // Ecology. – 1963. V. 44, № 2. – P. 331–343.

267. Jordan T.E., Whigham D.F., Correll D.L. Effects of nutrient and litter manipulations on the narrow-leaved cattail, *Typha angustifolia* L. // Aquat. Bot. – 1990. V. 36. – P. 179–191.

268. Kapitonova O.A. Alien species of plants in aquatic ecosystems of Vjatka-Kama Region // The III International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic. Borok – 3”. Programme and Book of Abstrakts. Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia. 2010. P. 50-51.

269. Käsermann C.V. *Typha shuttlevorthii* W.D.J. Sond. – Masette de Shuttlevorth – *Typhaceae*. / Plantes á fleurs et fougères. – 1999. – P. 286–287.

270. Kim C., Choi H.-K. Molecular systematics and character evolution of *Typha* (Typhaceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequence data // Taxon. – 60 (5). October 2011: 1417-1428.

271. Krattinger K. Genetic mobility in *Typha* // Aquatic Botany. – 1975. V. 1 – P. 57–70.

272. Królikovska J. Physiological effect of trasine herbicides on *Typha latifolia* L. // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1976. V. 23.2. – P. 249–259.

273. Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. (*Typhinae* Agdh., *Typhaceae* Schur-Engl.). // Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1889. Bd. XXXIX. S. 89-192.

274. Kuehn M.M., Minor J.E., White B.N. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers // Molecular Ecology. – 1999. V. 8 (12). – P. 1981-1990.

275. Kuehn M.M., White B.N. Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia, Typha angustifolia* and *Typha* × *glauca* // Can. J. Bot. – 1999. V. 77 (6). P. 906-912.

276. Lee D.W., Fatrbrothers D.E. A serological and disc electrophoretic study of North American Typha // Brittonia. – 1969. V. 21. – P. 227-243.

277. Li S., Pezeshki S.R., Goodwin S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*) // Acta Oecologica. – 2004. V. 25 (1-2). – P. 17-22.

278. Lieffers V.J. Growth of *Typha latifolia* in boreal forest habitats, as measured by double sampling // Aquat. Bot. – 1983. V. 15. – P. 33–348.

279. Linnaeus C. Typhaceae // Species plantarum. Tomus 2. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. P. 971.

280. Mavrodiev E.V. New species of cat-tail (*Typha* L.) from Caucasus. // Feddes Repertorium – Berlin, 1999. März. V. 110, № 1–2. – P. 127–132.

281. Mavrodiev E.V. A new species of cat-tail (*Typha* L.) from sect. Engleria (Leonova) N. Tzvel. // Feddes Repertorium – Berlin, 2000. Dezember. V. 111, № 7–8. – P. 571-575.

282. Mavrodiev E.V. Two new species of *Typha* L. (*Typhaceae* Juss.) from the Far East of Russia and from Mongolia. // Feddes Repertorium – Berlin, 2002. August. V. 113, № 3–4. – P. 281–288.

283. Mavrodiev E.V., Soltis P.S., Soltis D.E. Plastid sequence data suggests that the genus *Rohrbachia* (Typhaceae) is sister to *Typha* s. str. (Typhaceae): reply to A. A. Zernov // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2010. Т. 115, вып. 2. С. 72-74.

284. McManus H.A., Seago Jr. J.L., Marsh L.C. Epifluorescent and Histochemical Aspects of Shoot Anatomy of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha glauca* Godr. // Annals of Botany. – 2002. V. 90. P. 489-493.

285. McNaughton S. J. Autotoxic feedback in relation to germination and seedling grouth in *Typha latifolia* // Ecology. – 1968. V. 49, № 2. – P. 367–369.

286. Muencher W.C. Aquatic plants of the United States. – Ithaca, New York: Comstock publishing company inc. Cornell University, 1944. – P. 15–17.

287. Olson A, Paul J., Freeland J.R. Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in eastern Canada // Aquatic Botany. – 2009. V. 91 (2). P. 67-70.

288. Ondrášek I. Recent occurrence of some rare and endangered species of vascular plants in Southwestern Slovakia. // Bull. Slov. Bot. Spoločn. – Bratislava, 2002. V. 24. – P. 133–138.

289. Podešva Z. *Typha laxmannii* Lepechin. – orobinec sítinovitý = pálka Laxmannova [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://botany.cz/cs/typha-laxmannii// (24.1.2008a).

290. Podešva Z. *Typha shuttleworthii* W. D. J. Koch et Sond. – orobinec stříbrošedý = pálka striebristosivá [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://botany.cz/cs/typha-shuttleworthii/ (23.1.2008б).

291. Punt W. *Sparganiaceae* and *Typhaceae* // Review of Palaeobotany and Palynology. The Northwest European Pollen Flora, 5. / Elsevier Scientific Publishing Company. – Amsterdam: Printed in The Netherlands, 1975. – P. 75–88.

292. Raunkiaer C. Types biologiques pour la geographie botanique. Oversigt Over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger / Academie Royale Des Sciences Et Des Letteres De Danemark Extrait Du Bulletin De L´annee. 1905. № 5. S. 346-437.

293. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

294. Reichenbach L. Familia LII. Typhaceae Juss. DeC. // Icones Florae Germanica et Helveticae. V. 9. Lipsiae: Apud Friedericum Hofmeister, 1847. P. 1-10.

295. Riedl H. Typhaceae // Flora Iranica. – Akademische Druck-u.Verlagsanstalt, Graz-Austria. – 1970. No. 71/30.1. – S. 1-8.

296. Sale P.J.M., Wetzel R.G. Growth and metabolism of *Typha* species in relation to cutting treatments. // Aquat. Bot. – 1983. V. 15. – P. 321–334.

297. Sculthorp C.D. The biology of aquatic vascular plants. – London: Edvard Arnold (Publishers) Ltd., 1967. – P. 9–441.

298. Schierenbeck K.A., Ellstrand N.C. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms // Biol. Invasions. 2009. V. 11. P. 1093-1105.

299. Sharma K.P., Kushwaha S.P.S. Effect of cutting of above-ground organs of *Typha angustata* Bory & Chaub on its growth and total chlorophyll content. // Aquat. Bot. – 1990. V. 36. – P. 293–296.

300. Selbo S.M., Snow A.A. The potential for hybridization between Typha angustifolia and Typha latifolia in a constructed wetland // Aquatic Botany. 2004. V. 78 (4). P. 361-369.

301. Smith S.G. Typhaceae A.L. Jussieu. Cat-tail Family // Flora of North America. Vol. 22. [Электронный ресурс]. – Режим доступа:

http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10926 (28.05.2010).

302. Tsyusko O.V., Smith M.H., Sharitz R.R. [et al.]. Genetic and clonal diversity of two cattail species *Typha latifolia* and *T. angustifolia* (*Typhaceae*), from Ukraine. // American Journal of Botany – 2005. V. 92. – P. 1161–1169.

303. Travis S.E., Marburger J.E., Windels S., Kubatova B. Hybridization dynamics of invasive cattail (*Typhaceae*) stands in the Western Great Lakes Region of North America: a molecular analysis // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 7-16.

304. *Typha shuttleworthii* W. D. J. Koch et Sond / European Environment Agency [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://eunis.eea.europa.eu/species-factsheet (23.11.2006).

305. *Typhaceae* Juss. Type collection of Lomonosov Moscow State University Herbarium (MW) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://herba.msu.ru/pictures/mw_type/monocot/typhac/ (29.05.2008).

306. Tuchman N.C., Larkin D.J., Geddes P., Wildova R., Jankowski K., Goldberg D.E. Patterns of environmental change associated with *Typha × glauca* invasion in a Great Lakes Coastal wetland // Wetlands. Vol. 29, No. 3. P. 964-975.

307. Ulrich K.E., Burton T.M. An experimental comparison of the dry matter and nutrient distribution patterns of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium eurycarpum* Engelm. and *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. // Aquat. Bot. – 1988. V. 32. – P. 129–139.

308. Uhrin S., Bača F. A new locality of *Typha shuttlevorthii* in Slovakia. // Biologia. – Bratislava, 2005. V. 60, №1. – P. 105.

309. Vaccaro L.E. Patterns, mechanisms, and ecological implications of cattail (*Typha* spp.) dominance in Great Lakes wetlands [Электронный ресурс]. – 2005. 5 Aug. – Режим доступа: http://glei.nrri.umn.edu/default/documents/Pubs/Vaccaro_thesis.pdf.

310. Water plants of the world. A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes / C.D.K. Cook, B.J. Cut, E.M. Rix [et al.] – Hague: Dr. W. Jank b.v. Publishers, 1974. – P. 540–542.

311. Waters I., Shay J.M. A field study of the effects of water depth, order of emergence and flowering on the growth of *Typha glauca* shoots using the Richards model. // Aquat. Bot. – 1991. V. 39. – P. 231–242.

312. Weaver J.E., Clements F.E. Plant ecology. – New York; London: McGraw-Hill Booc Company, Inc., 1938. – P. 306–307.

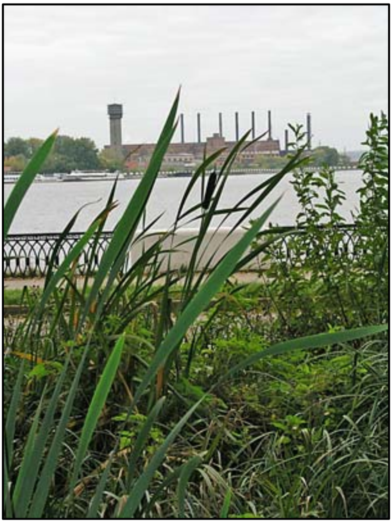
313. Whigham D.F., Simpson R.L. The relationship between above-ground and below ground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes // Aquat. Bot. – 1978. V. 5. – P. 355–364.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

а

б



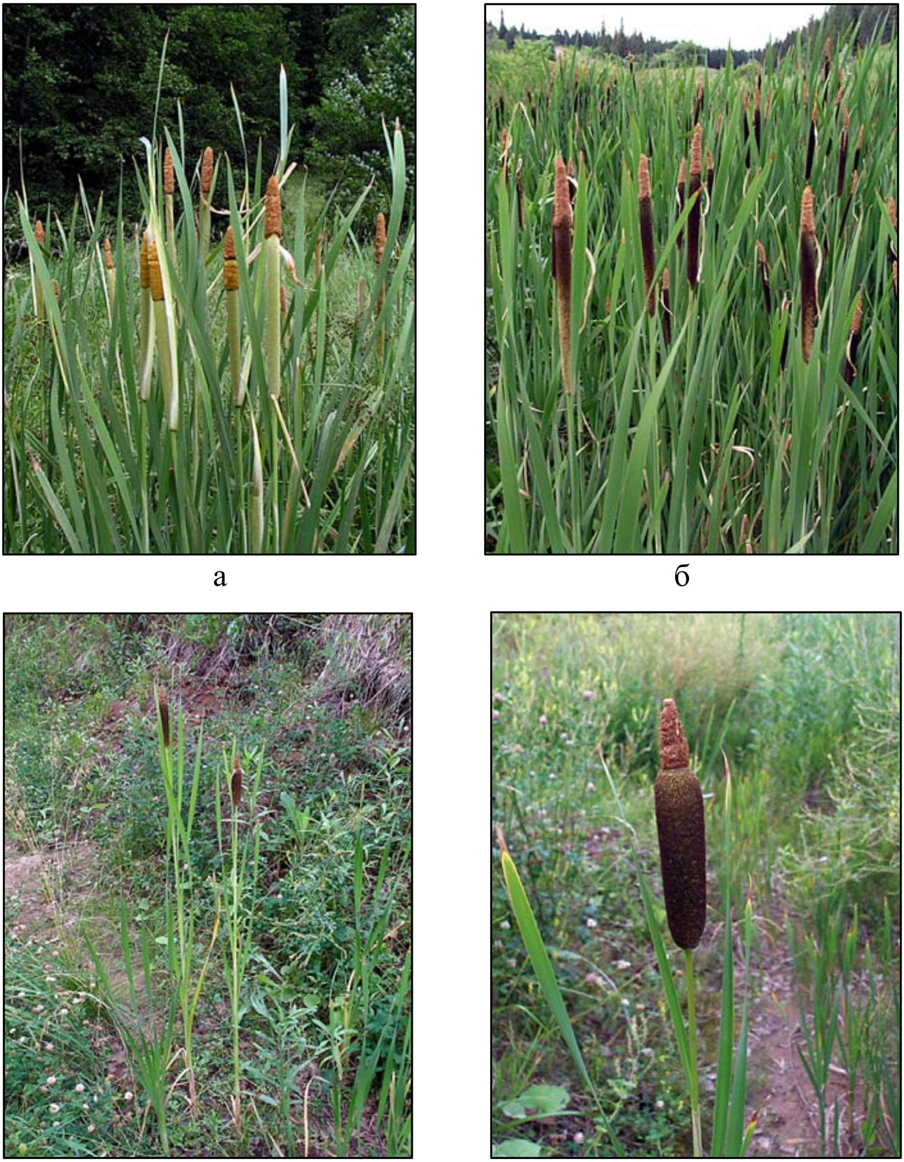
в

Рис. 1. *Typha latifolia* L.: а – фаза цветения; б – общий вид растений (фаза плодоношения); в – антропогенно трансформированные экотопы – типичные места обитания рогоза широколистного (г. Ижевск).

а б

в г

Рис. 2. *T. intermedia* Schur.: общий вид растений: а – фаза бутонизации; б – цветение тычиночного соцветия; в – цветение пестичного соцветия; г – фаза плодоношения (берег р. Камы, УР).



а б

в г

Рис. 3. *Typha shuttleworthii* Koch et Sonder: а, б – популяции в Алнашском р-не УР (фаза цветения); в, г – популяция на территории Ботанического сада Удмуртского госуниверситета (плодоношение).

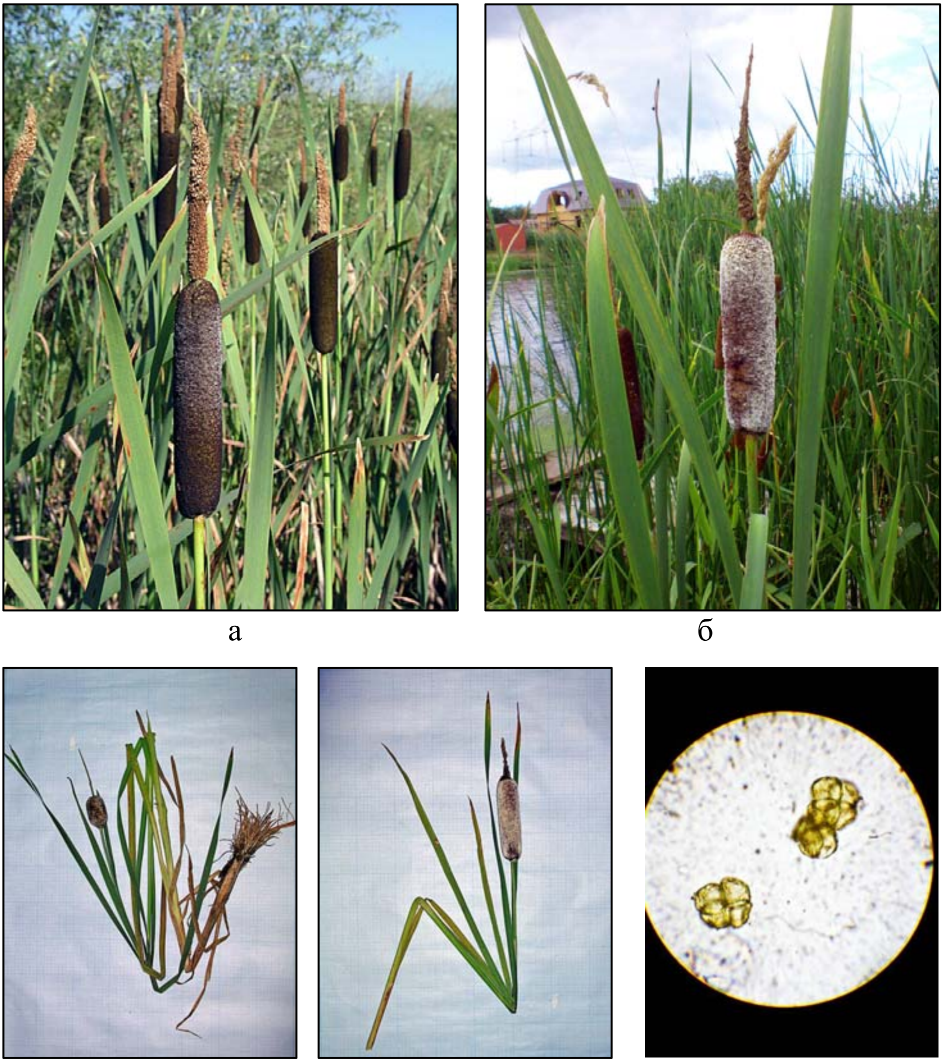
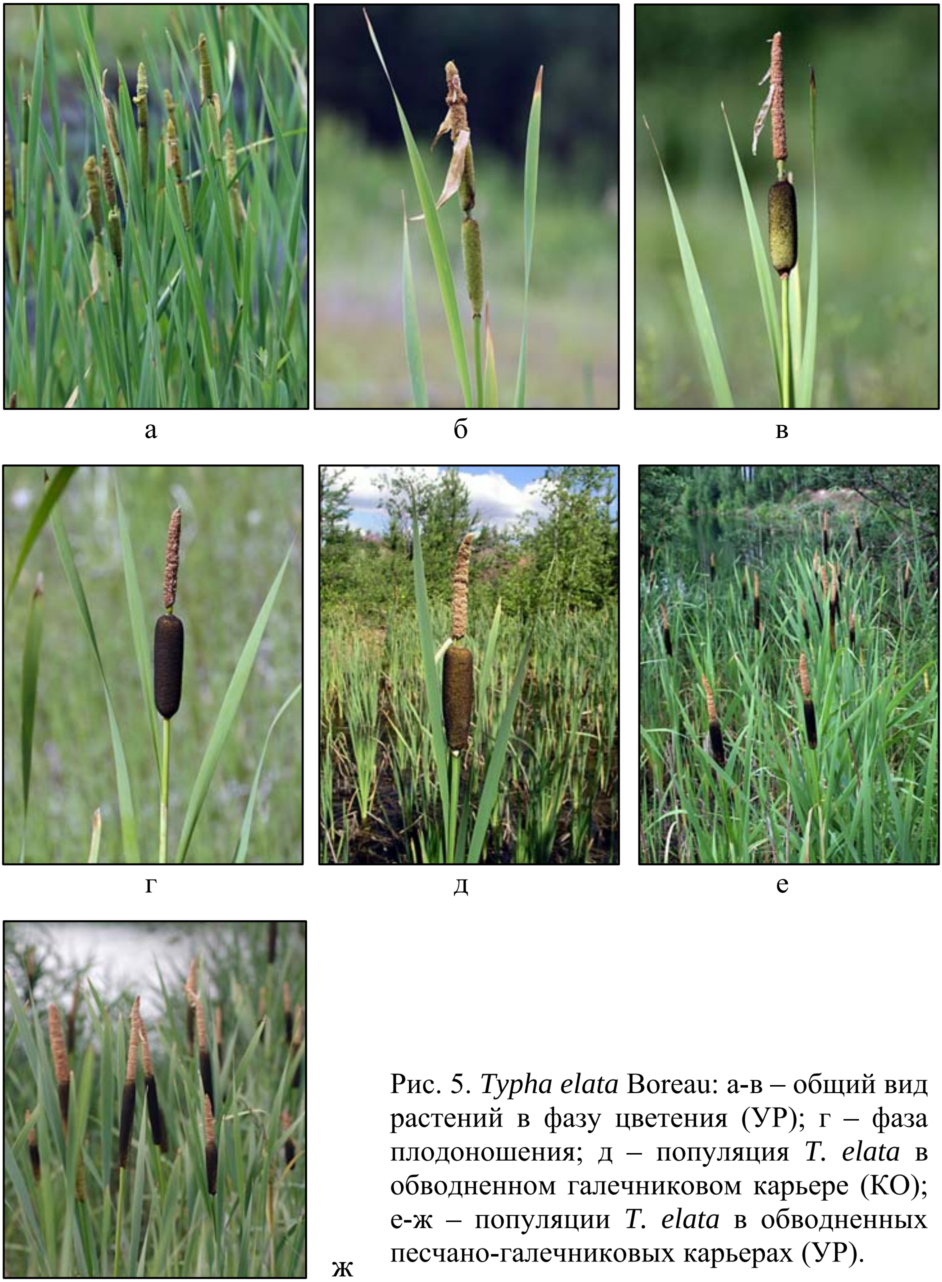


Рис. 4. *Typha incana* Kapitonova et Dyukina: а – locus classicus: придорожная лужа (УР); б – фаза плодоношения (УР); в, г – типовые образцы (LE); д – пыльца (увелич. ×600).



а б в

г д е

ж

Рис. 5. *Typha elata* Boreau: а-в – общий вид растений в фазу цветения (УР); г – фаза плодоношения; д – популяция *T. elata* в обводненном галечниковом карьере (КО); е-ж – популяции *T. elata* в обводненных песчано-галечниковых карьерах (УР).

Рис. 6. *Typha angustifolia* L.: а – фаза окончания цветения; б – общий вид растений (фаза плодоношения); в – заросли рогоза узколистного на Ижевском водохранилище (УР).

а

б

в

г

д

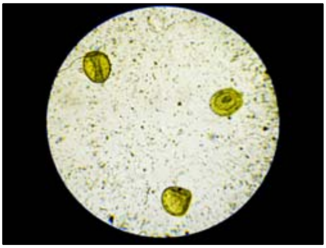

е

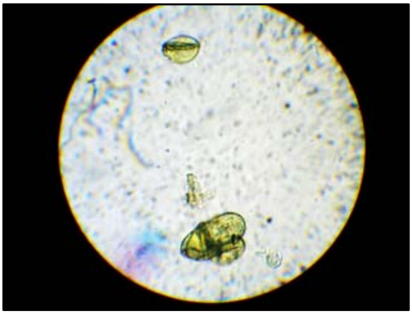
Рис. 7. *Typha laxmannii* Lepechin: а-в – общий вид растений (фаза созревания плодов); г – популяция *T. laxmannii* на берегу обводненного песчаного карьера (УР); д – популяция *T. laxmannii* на берегу р. Кама (УР); е – пыльца (увелич. ×600).

а

б

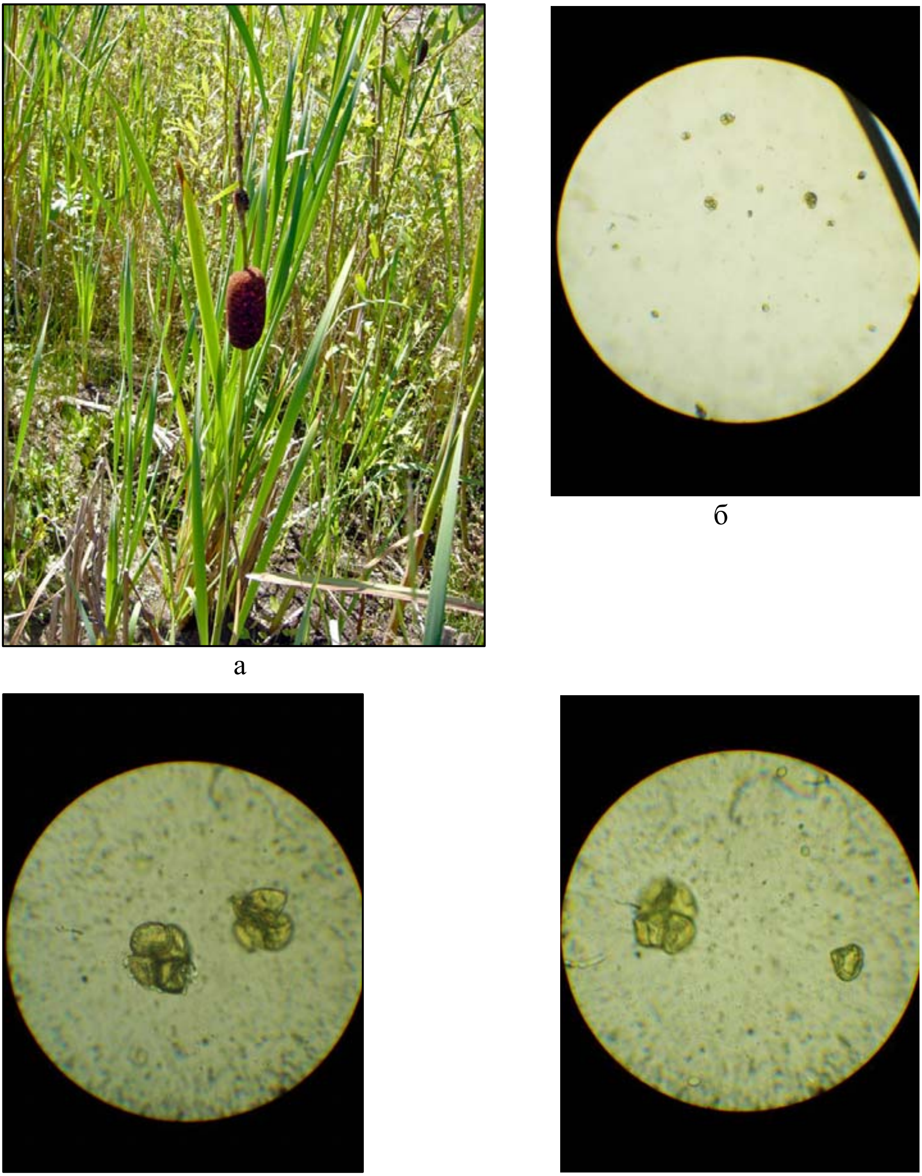
в

г



д

Рис. 8. *Typha* × *glauca* Godron: а, б – заросли в тепловодном сбросном канале Кармановской ГРЭС (РБ), в, г – общий вид растений (фаза созревания плодов); д – пыльца (увелич. ×600).



а б в г

Рис. 9. *Typha × smirnovii* E. Mavrodijev: а – общий вид растения; б – пыльца (увелич. ×120); в, г – пыльца (увелич. ×600).

Приложение 2

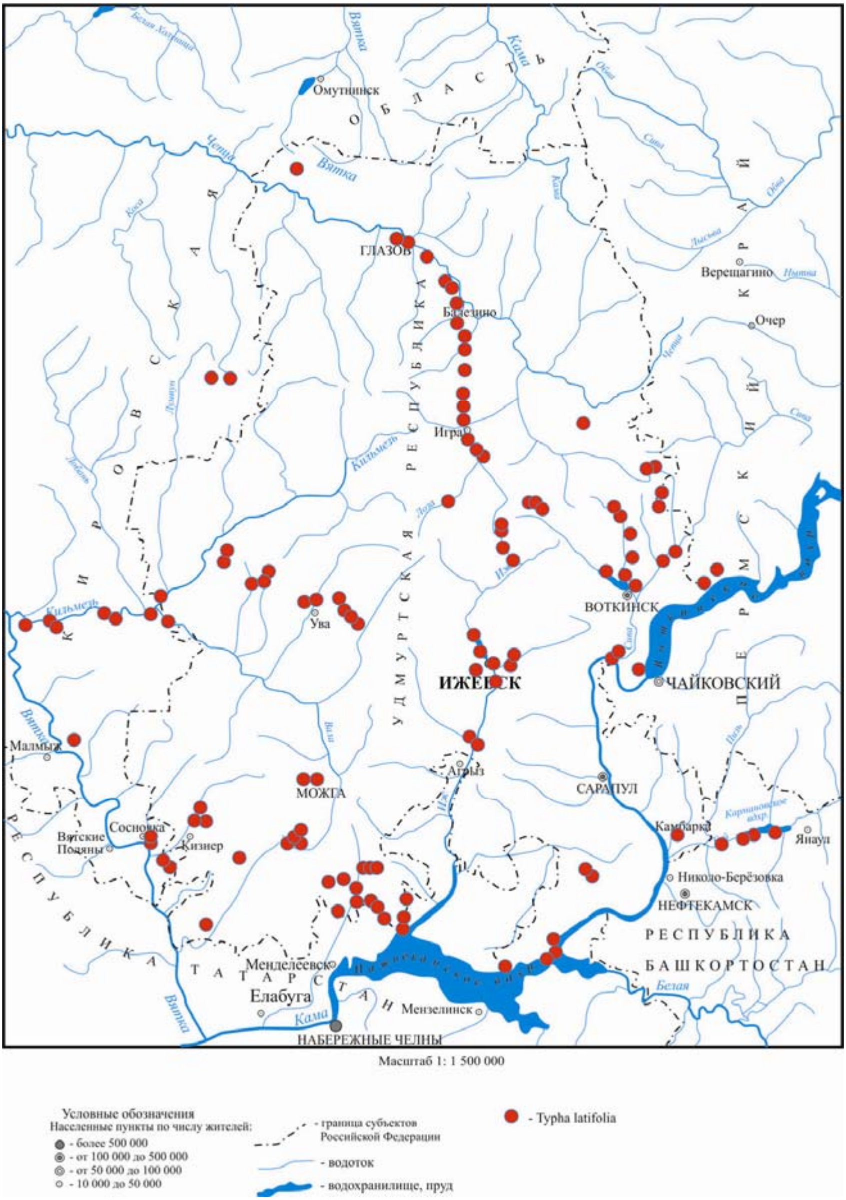


Рис. 1. Места находок *T. latifolia* на территории ВКК.

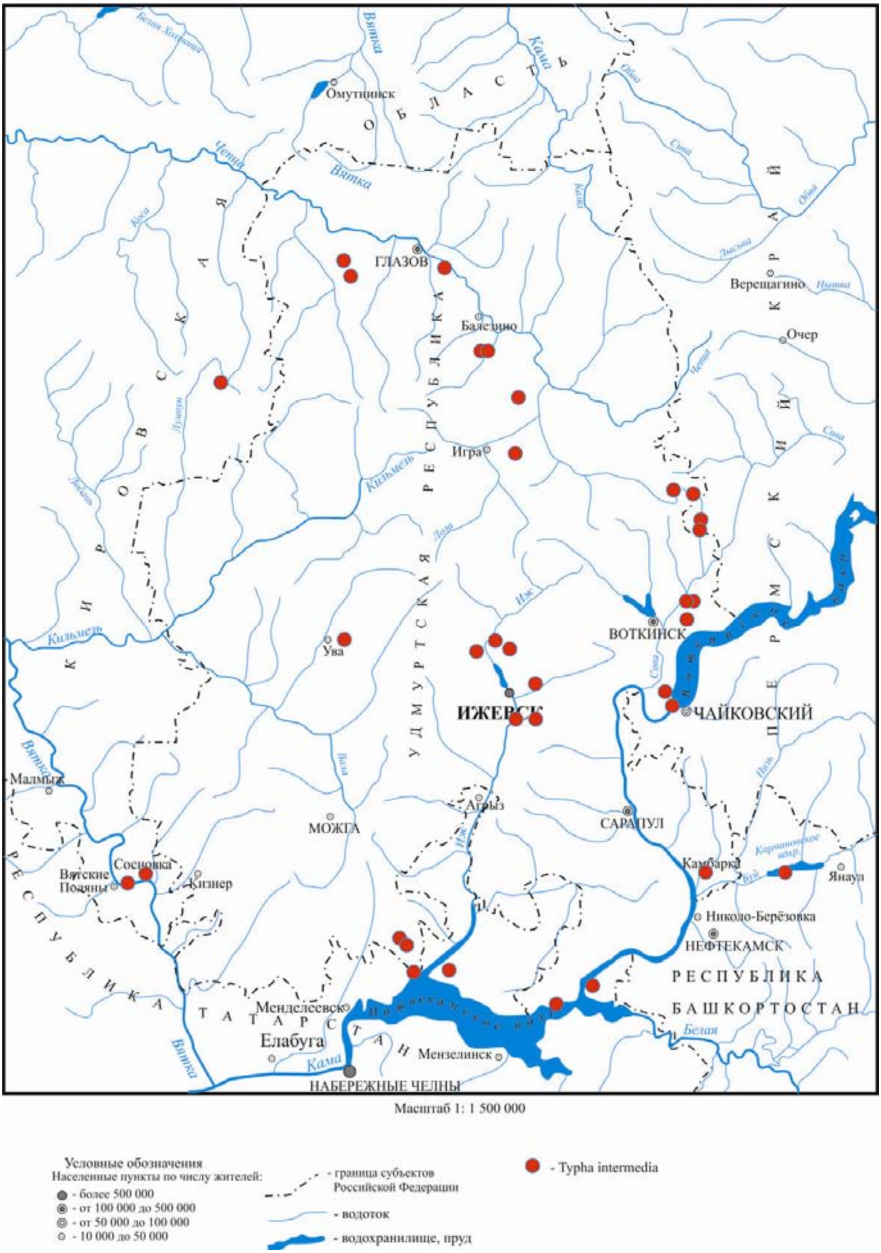


Рис. 2. Места находок *T. intermedia* на территории ВКК.

Рис. 3. Места находок *T. shuttleworthii* на территории ВКК.

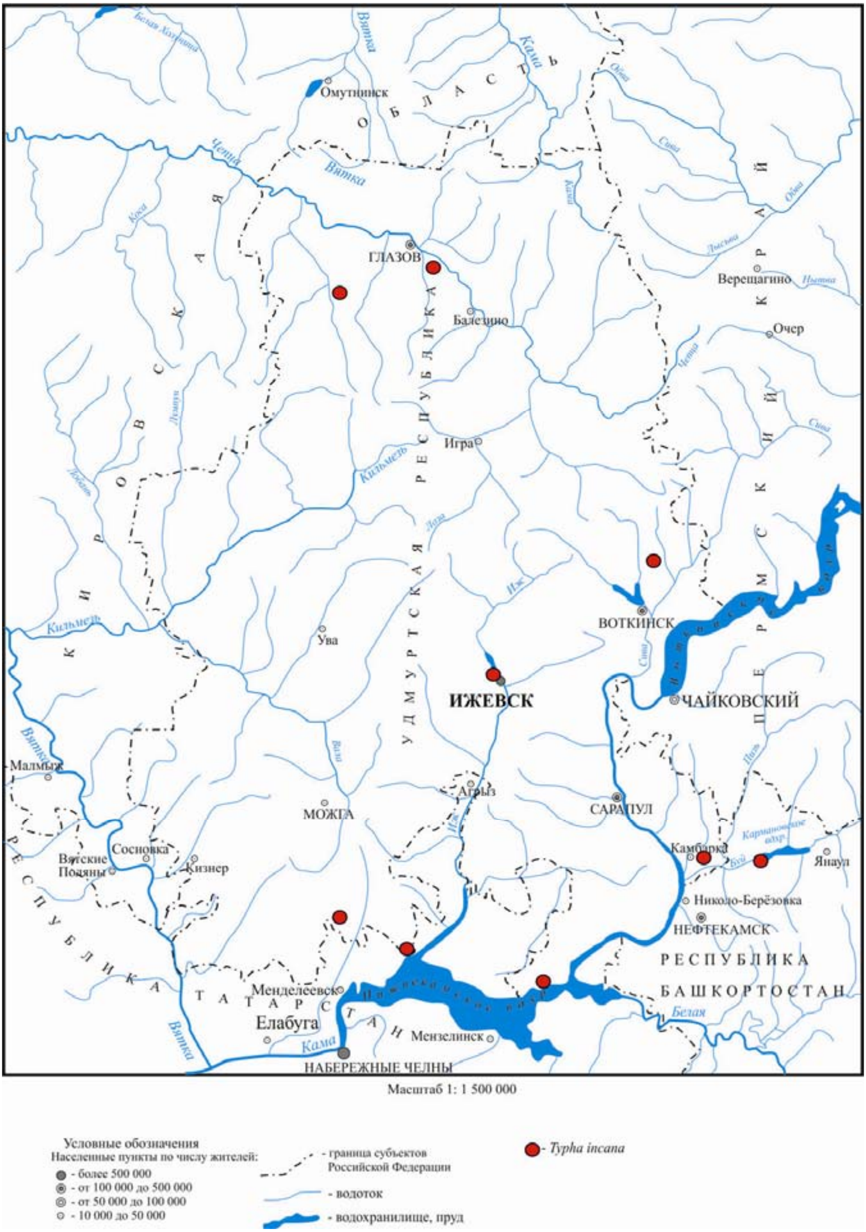


Рис. 4. Места находок *T. incana* на территории ВКК.

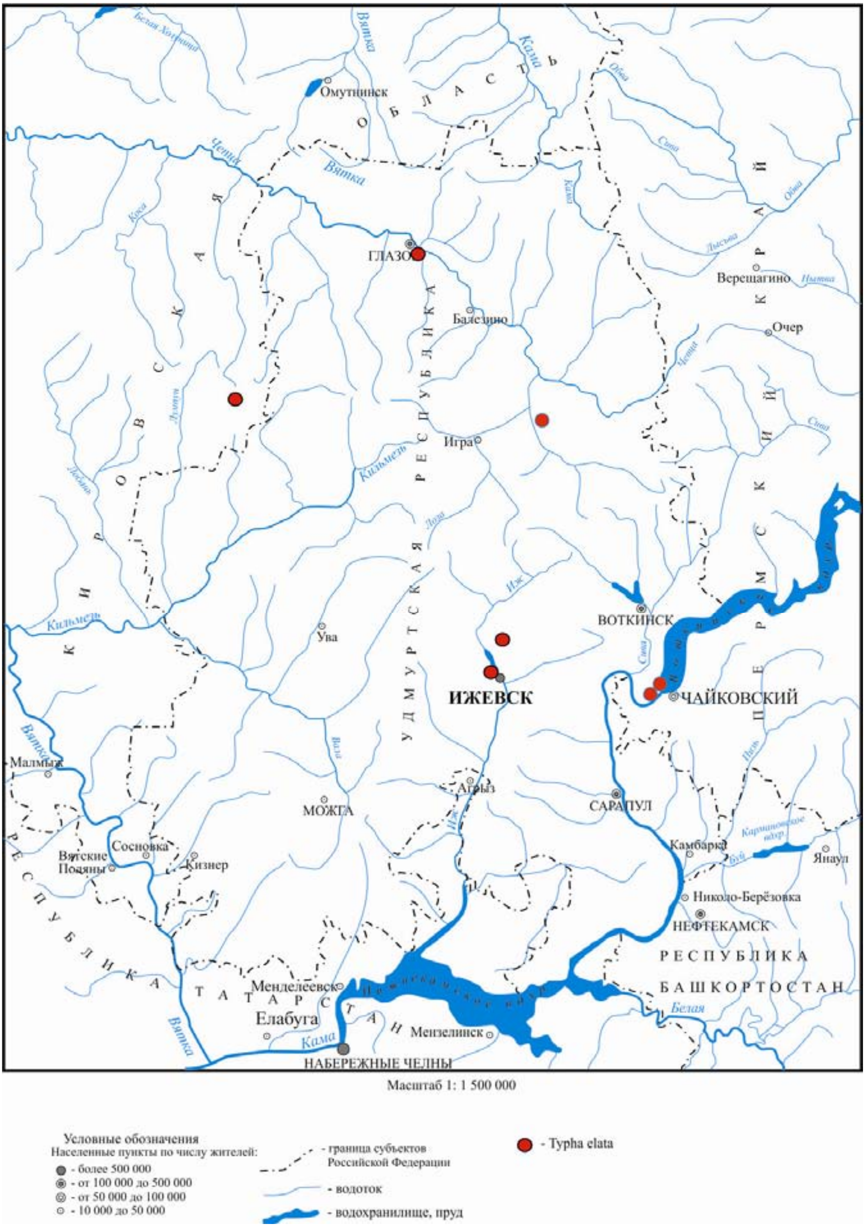


Рис. 5. Места находок *T. elata* на территории ВКК.

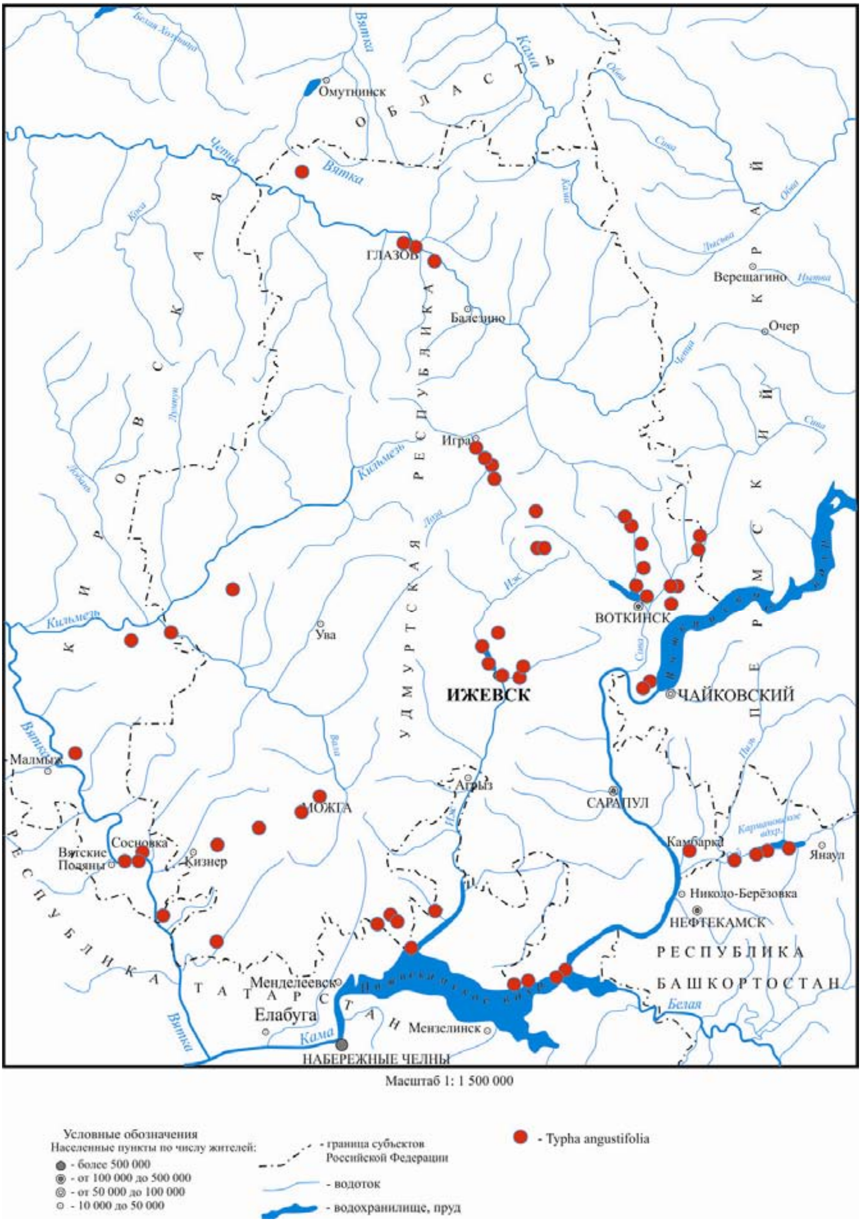


Рис. 6. Места находок *T. angustifolia* на территории ВКК.

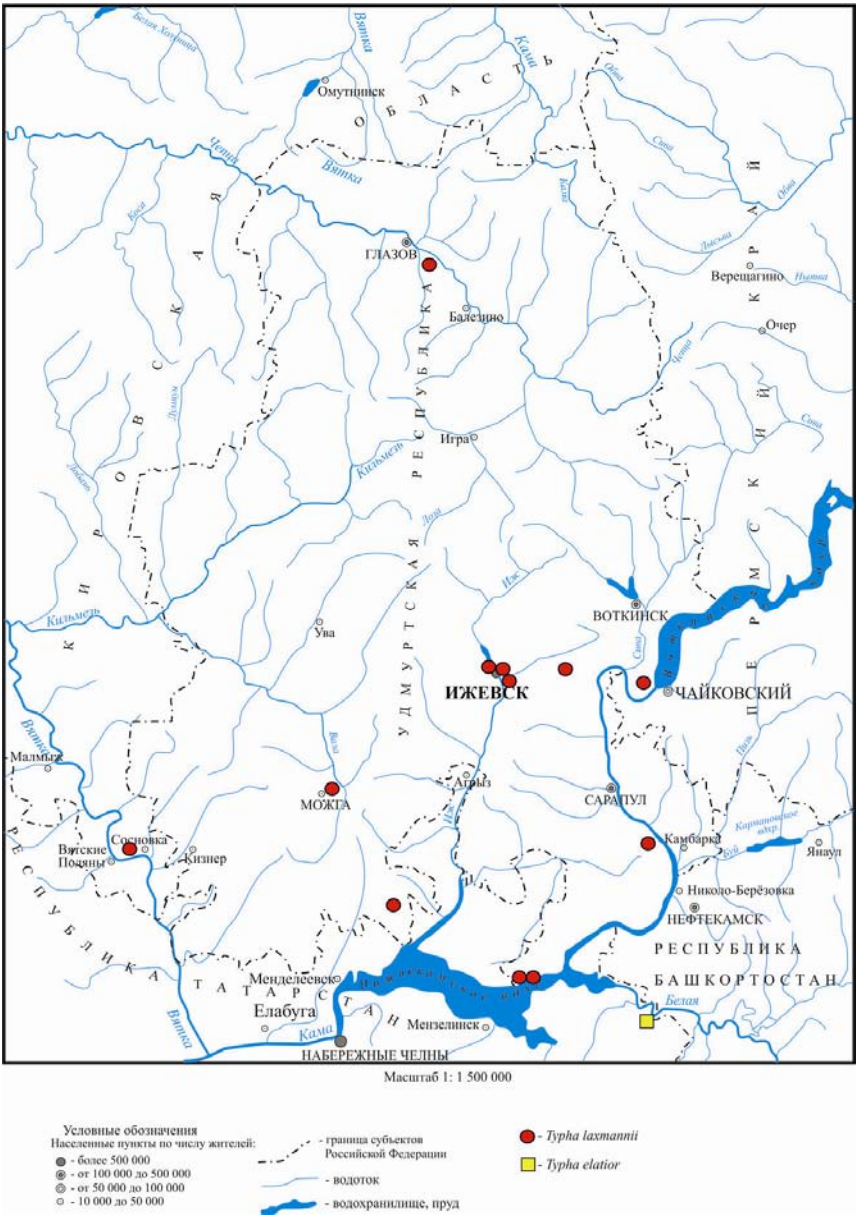


Рис. 7. Места находок *T. laxmannii* и *T. elatior* на территории ВКК.

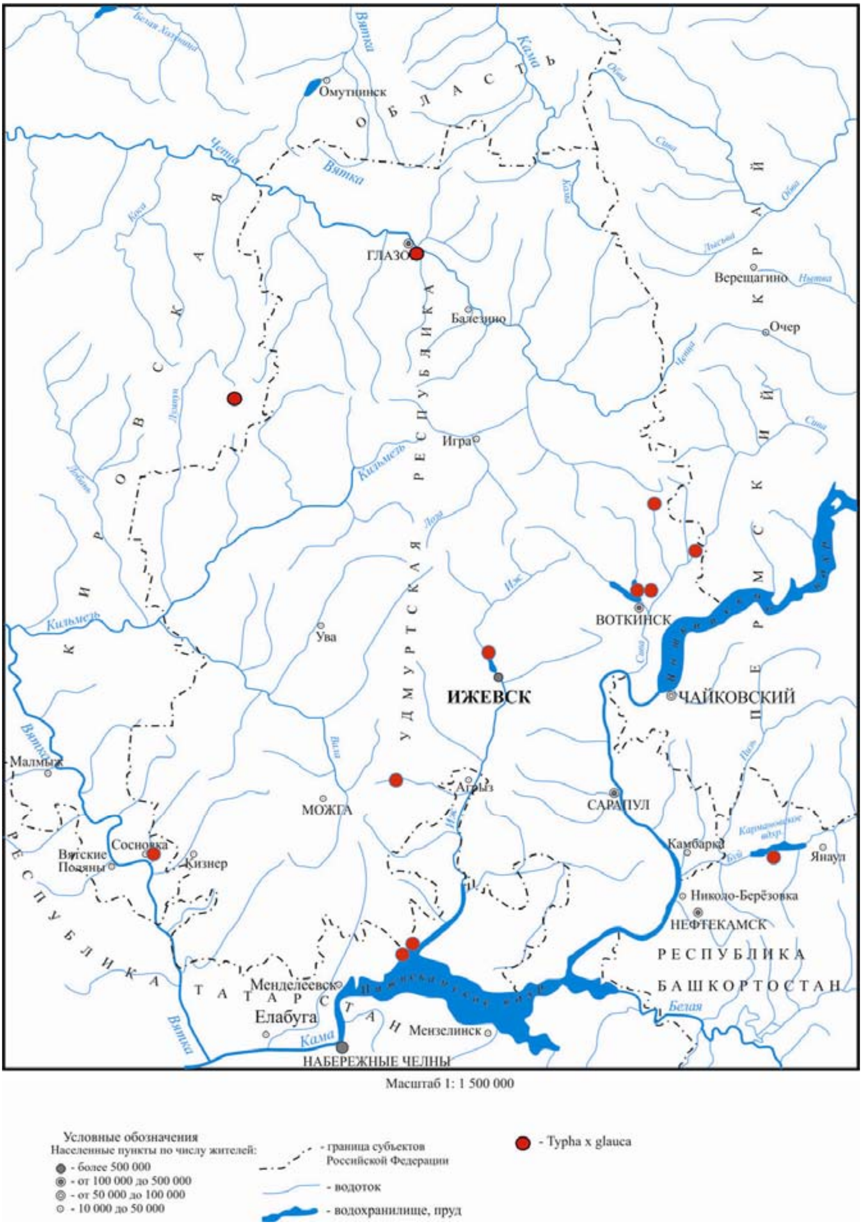


Рис. 8. Места находок *T.* × *glauca* на территории ВКК.

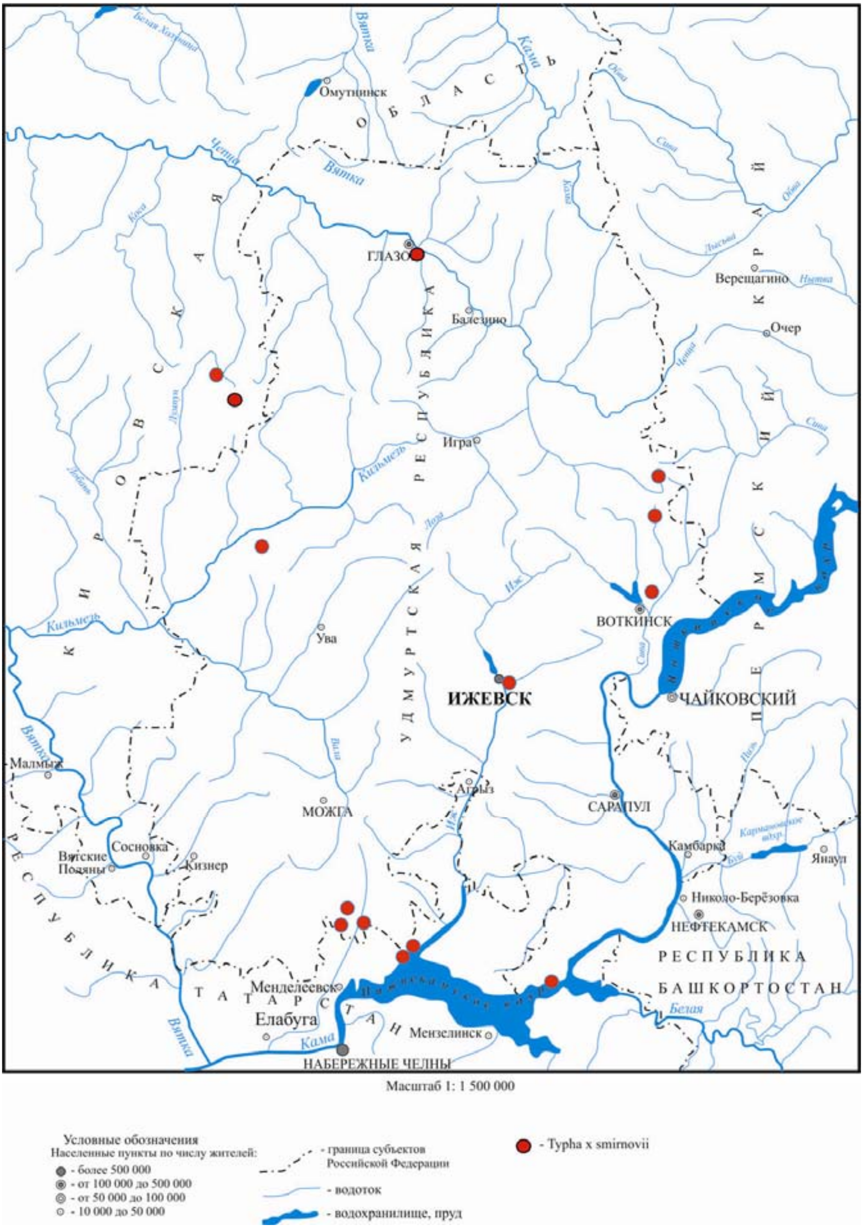


Рис. 9. Места находок *T.* × *smirnovii* на территории ВКК.

Приложение 3

Таблица 1. Сводная таблица геоботанических описаний сообществ с доминированием *Typha latifolia* L.

Ассоциации	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**
Число описаний	12	4	10	7	3	1	23
Площадь описания, $м^2$	2-10	4-8	4	4	4-10	8	4-25
ОПП, %	83,3	82,5	95,6	72,1	91,6	90	40-100
Глубина, см	0-100	10-20	0-20	0-15	0-50	20-50	0-100
Прозрачность воды, см	0-30	10	д/д	д/д	0-30	5	0-30
Скорость течения, м/с	0-0,5	0	0	0	0-0,1	0	0-0,1
Тип грунта	ил., сг., сп., ил.-п.	ил.	ил., сг., сп.	ил., сг., сп.	ил., ил.-п., детр.	детр.	ил., ил.-п., ил.-гал., гал., ил.-детр., п.-гал.
Число видов	1-3	5-8	2-6	2-3	3-6	4	2-15
Среднее число видов	1,5	6	3,6	3,3	4,3	4	7,4
Typha latifolia L.	**V^{3-5}**	**V^{2-4}**	**V^{3-5}**	**V^{2-4}**	**V^{3}**	**3**	**V^{1-5}**
Spirodela polyrhiza	·	**V^{+-3}**	**III^{1-3}**	II	·	·	I
Lemna minor L.	I	**V^{+-2}**	**III^{1}**	II	·	+	II
Alisma plantago-aquatica	I	·	**V^{1-3}**	I	I	·	III
Scirpus sylvaticus	·	II	·	**V^{1-4}**	·	·	I
Equisetum fluviatile	·	I	·	·	**V^{2-3}**	·	II
Phragmites australis	I	·	·	·	·	**3**	I
Equisetum palustre	·	·	II	I	·	·	I
Epilobium hirsutum	·	·	II	I	·	+	I
Carex nigra	·	II	I	II	·	·	·

Carex acuta	·	II	·	II	·	·	I
Epilobium palustre	·	·	I	I	·	·	I
Sparganium microcarpum	I	·	·	·	·	·	·
Butomus umbellatus	·	II	·	·	I	·	·
Lemna turionifera	·	·	·	·	·	·	I
Lemna trisulca	·	·	·	·	·	·	I
Elodea canadensis	·	II	·	·	·	·	I
Eleocharis palustris	·	II	·	·	·	·	I
Phalaroides arundinacea	·	·	·	·	·	·	I
Salix cinerea	·	·	·	·	·	·	I
Galium palustre	·	·	·	·	·	·	I
Poa trivialis	·	·	·	·	·	·	I
Calamagrostis canescens	·	·	·	·	I	·	I
Carex pseudocyperus	·	·	·	·	I	·	I
Salix mirsinifolia	·	·	·	·	I	·	I
Sagittaria sagittifolia	·	I	·	·	·	·	I
Tussilago farfara	·	·	·	·	·	·	I
Typha intermedia	I	·	·	·	·	·	I
Scutellaria galericulata	·	III	·	·	·	·	·
Salix triandra	·	·	·	·	·	·	I
Ranunculus scelerathus	·	·	·	·	·	·	I
Alopecurus aequalis	·	·	·	·	·	·	I
Persicaria hydropiper	·	·	·	·	·	·	I
Bidens tripartita	·	·	·	·	·	·	I
Carex riparia	·	·	·	·	·	·	I
Lythrum salicaria	·	·	·	·	·	·	I
Glyceria maxima	·	·	·	·	·	·	I
Bidens cernua	·	·	·	·	·	·	I
Rorippa palustris	·	·	·	·	·	·	I
Veronica anagallis-aquatica	·	·	·	·	·	·	I

Veronica beccabunga	·	·	·	·	·	·	I
Myosotis palustris	·	·	·	·	·	·	I
Ranunculus repens	·	·	·	·	·	·	I
Lycopus europaeus	·	·	·	·	·	·	I

Ассоциации: 1 – Typhetum latifoliae, 2 – Lemno-Typhetum latifoliae, 3 – Alismo plantago-aquaticae-Typhetum latifoliae, 4 – Scirpeto sylvatici-Typhetum latifoliae, 5 – Equiseto flufiatilis-Typhetum latifoliae, 6 – Phragmito australis-Typhetum latifoliae, 7 – Heteroherboso-Typhetum latifilae.

Вид присутствует лишь в одном описании: *Persicaria maculata, Rorippa amphibia* (ассоциация № 2), *Drepanocladus aduncus, Coronaria flos-cuculi* (ассоциация № 5), *Agrostis gigantea, A. stolonifera, Alopecurus pratensis, Batrachium circinatum, Bistorta major, Bolboschenus koshevnicovii, Calamagrostis epigeios, Calla palustris, Callitriche palustris, Carex bohemica, C. cespitosa, C. rostrata, C. vesicaria, Ceratophyllum demersum, Cladophora glomerata, Comarum palusrte, Cyperus fuscus, Deschampsia cespitosa, Eleocharis mamillata, Epilobium pseudorubescens, Filipendula denudata, Hydrocharis morsus-ranae, Iris pseuacorus, Juncus articulates, J. conglomerates, Lysimachia vulgaris, Mentha longifolia, Persicaria amphibia f. terrestris, P. lapathifolia, Petasites spurious, Potamogeton berchtoldii, P. friesii, P. × nerviger, Potentilla anserine, Rumex aquaticus, Rumex maritimus, Salix alba, Solanum dulcamara, Stachys palustris, Typha angustifolia, Utricularia vulgaris* (ассоциация № 7).

Здесь и следующих таблицах приняты следующие обозначения типов грунта: п. – песчаный, г. – глинистый, сг. – суглинистый, сп. – супесчаный, ил. – илистый, грав. – гравийный, гал. – галечниковый, ил.-п. – илисто-песчаный, ил.-гал. – илисто-галечниковый, ил.-детр. – илисто-грубодетритный, п.-гал. – песчано-галечниковый.

Т а б л и ц а 2. Сводная таблица геоботанических описаний сообществ с доминированием *Typha intermedia* Schur.

Ассоциации	**1**	**2**	**3**
Число описаний	3	9	5
Площадь описания, м2	2-8	4	4
ОПП, %	65	66,7	66,7
Глубина, см	0-20	0-50	5-15
Прозрачность воды, см	0-10	0-15	5-15
Скорость течения, м/с	0	0	0
Тип грунта	п, г, ил-п	ил., сг., п.	ил., сг.
Число видов	3-10	2-6	3-6
Среднее число видов	6,3	3,7	4,4
Typha intermedia	**V^{2-3}**	**V^{2-3}**	**V^{3}**
Alisma plantago-aquatica	I	**V^{+-2}**	I
Scirpus sylvaticus	I	·	**V^{1-2}**
Typha latifolia	I	II	II
Lemna minor	I	II	III
Spirodela polyrhiza	·	II	II
Eleocharis palustris	·	II	I
Typha angustifolia	I	I	I
Equisetum fluviatile	·	I	I
Equisetum palustre	·	I	I
Glyceria fluitans	·	II	·

Ассоциации: 1 – Typhetum intermediae, 2 – Alismo plantago-aquaticae-Typhetum intermediae, 3 – Scirpeto sylvaticae-Typhetum intermediae.

Вид присутствует лишь в одном описании: *Bidens cernua, Calamagrostis epigeios, Carex riparia, Cicuta virosa, Deschampsia caespitosa, Equisetum arvense, Epilobium palustre, Lycopus europaeus, Phragmites australis, Scutellaria galericulata, Solanum dulcamara* (ассоциация № 1).

Таблица 3. Сводная таблица геоботанических описаний сообществ с доминированием *Typha shuttleworthii* Schur., *Typha elata* Boreau, *Typha laxmannii* Lepechin и *Typha incana* Kapitonova et Dyukina

Ассоциации	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Число описаний	4	4	3	2	2	5
Площадь описания, м2	3-4	4-10	4	4	4	4-10
ОПП (%)	82,5	40-100	56,6	55	100	74
Глубина (м)	0-20	0-5	0-10	0-10	15-20	0-50
Прозрачность воды, см	0-20	0-5	0-10	0-10	15-20	0-50
Скорость течения, м/с	0	0	0	0	0	0
Тип грунта	ил., г.	ил., п.-грав., грав.-детр.	п., сп., грав.	ил., сг.	ил., сг.	п., ил.-п., сп., сг
Число видов	4-5	3-15	2-5	1-4	5-6	1-6
Среднее число видов	4,5	8,5	3,6	2,5	5,5	3,8
Typha shuttleworthii	**V^{2-4}**	·	·	·	·	·
Typha elata	·	**V^{2-3}**	·	·	·	·
Typha laxmannii		·	**V^{4}**	·	·	·
Typha incana	·	·	·	**V^{3}**	**V^{3}**	**V^{2-4}**
Lemna minor	IV	·	II	·	**V^{+-2}**	·
Spirodela polyrhiza	IV	·	II	·	**V^{+-2}**	I
Eleocharis palustris	III	I	·	·	·	I
Alisma plantago-aquatica	III	IV	·	·	·	**V^{1-2}**
Phalaroides arundinacea	·	III	·	·	·	·
Juncus articulatus	·	III	·	·	·	·
Epilobium palustre	·	·	IV	·	·	·

Ассоциации: 1 – Typhetum shuttleworthii, 2 – Typhetum elatae, 3 – Typhetum laxmanii, 4 – Typhetum incanae, 5 – Lemno-Typhetum incanae, 6 – Alismo plantago-aqaticae-Typhetum incanae.
Вид присутствует лишь в одном описании: *Alopecurus aqualis, Carex pseudocyperus, Juncus filiformis, Epilobium pseudorubescens, Equisetum fluviatile, Glyceria notata, Hypny, Lysimachia vulgaris, Persicaria hydropiper, P. maculata, Poa palustris, Salix alba, S. pentandra, Scirpus sylvaticus Tussilago farfara* (ассоциация 2), *Lysimachia vulgaris, Juncus bufonius, Typha intermedia* (ассоциация 3), *Carex leporine, Epilobium smirneum, Juncus articulates, Lycopus europaeus, Poa trivialis, Ranunculus acris, Salix caprea,* (ассоциация 6), *Equisetum arvense, Salix triandra* (ассоциации 1, 2), *Salix cinerea* (ассоциации 2, 6), *Deschampsia cespitosa* (ассоциации 3, 6), *Bidens tripartita* (ассоциации 5, 6), *Typha angustifolia* (ассоциации 1, 3, 4, 6), *Agrostis gigantea, Juncus conglomeratus, Epilobium hirsutum* (ассоциации 2, 3, 4), *Typha latifolia* (ассоциации 1, 2, 5, 6).

Т а б л и ц а   4 . Сводная таблица геоботанических описаний сообществ с доминированием *Typha angustifolia* L.

Ассоциации	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**
Число описаний	15	3	9	1	1	2	14	17	4
Площадь описания, $м^2$	2-100	6-10	6-10	8	10	8	4	4-8	8-20
ОПП, %	10-100	60-80	97	90	100	100	60-100	50-100	50-90
Глубина, см	0-140	10-100	0-50	20-30	10-15	50-100	0-50	3-60	0-20
Прозрачность воды, см	5-120	0-д/д	д/д	15-20	5	50-80	0-д/д	10-15	0-д/д
Скорость течения, м/с	0-0,1	0-0,1	0	0	0	0	0	0	0
Тип грунта	п., ил-детр., гр.-ил.,	п., ил., ил.-п.	ил.-п.	детр.	детр.	ил.-п.	п.,ил-детр., гр.-ил.,	ил., детр.	п., детр.
Число видов	1-8	5-15	3-15	2	4	5-11	2-6	3-7	5-15
Среднее число видов	2,5	10	4,7	2	4	7,3	3,8	4,3	9,25
Typha angustifolia	**V^{1-5}**	**V^{3-4}**	**V^{2-5}**	**4**	**4**	**V^{3}**	**V^{3-4}**	**V^{3-5}**	**V^{2-4}**
Typha latifolia	I	**V^{1-2}**	·	·	·	I	III	·	·
Phragmites australis	I	·	**V^{1-3}**	·	·	II	·	·	II
Elodea canadensis	·	·	·	**2**	·	·	·	·	·
Agrostis stolonifera	·	·	·	·	**2**	·	·	·	III^{+}
Thelypteris palustris	I	·	·	·	·	**V^{2-3}**	·	·	·
Cicuta virosa	II	I	I	·	·	**V^{+}**	·	·	I
Alisma plantago-aquatica	·	·	I	·	·	·	**V^{1-2}**	·	·
Spirodela polyrhiza	II	II	III	·	·	·	II	**V^{+-4}**	·
Lemna minor	II	II	III	·	·	·	II	**V^{+-4}**	I
Lemna trisulca	II	·	·	·	·	·	·	**I**	·
Solanum dulcamara	I	I	I	·	·	III	·	·	I
Lythrum salicaria	I	I	·	·	·	II	·	·	I

Naumburgia thyrsiflora	I	·	·	·	·	II	·	·	I
Equisetum fluviatile	·	I	·	·	·	·	·	·	II
Carex pseudocyperus	I	·	I	·	·	·	·	I	II
Eleocharis palustris	·	I	·	·	+	·	II	I	I
Bidens tripartita	·	·	·	·	·	·	·	I	I
Lycopus europaeus	I	·	I	·	·	·	·	·	I
Glyceria notata	·	·	I	·	·	·	·	·	I
Stachys palustris	I	·	·	·	·	·	·	·	I
Tussilago farfara	·	I	·	·	·	·	·	·	I
Salix triandra	I	·	·	·	·	·	·	I	I
Ceratophyllum demersum	I	I	I	·	·	·	·	I	·
Butomus umbellatus	·	·	·	·	·	·	·	I	·
Lemna turionifera	I	I	I	·	·	·	·	·	·
Salix cinerea	I	II	·	·	·	I	·	·	·
Carex riparia	I	I	·	·	·	I	·	·	·
Sparganium microcarpum	·	I	I	·	·	·	·	·	·
Calla palustris	I	I	·	·	·	I	·	I	·
Hydrocharis morsus-ranae	I	·	I	·	·	·	I	I	·
Equisetum palustre	·	·	II	·	·	·	II	**I**	·
Scirpus lacustris	·	·	III	·	·	·	·	·	·
Potamogeton berchtoldii	·	·	·	·	·	·	·	I	·
Phalaroides arundinacea	·	·	·	·	·	I	·	I	·
Scirpus sylvaticus	·	·	·	·	·	·	II	I	·
Ranunculus lingua	I	·	·	·	·	II	·	·	·

Ассоциации: 1 – Typhetum angustifoliae, 2 – Typhetum latifoliae-angustifoliae, 3 – Phragmito australis-Typhetum angustifoliae, 4 – Elodeeto canadensis-Typhetum angustifoliae, 5 – Agrostio stoloniferi-Typhetum angustifoliae, 6 – Thelypterio-Typhetum angustifoliae, 7 – Alismo plantago-aquaticae-Typhetum angustifolia, 8 – Lemno-Typhetum angustifoliae, 9 – Heteroherboso-Typhetum angustifoliae.

Вид присутствует лишь в одном описании: *Carex cespitosa, Cladophora glomerata, Hydrocharis morsus-ranae, Persicaria hydropiper, Potamogeton friesii, Utricularia vulgaris, Sium latifolium, Typha intermedia, T. × glauca* (ассоциация № 1), *Alnus incana, Epilobium hirsutum, E. palustre, Lysimachia vulgaris, Ranunculus repens, R. sscelerathus, Rumex maritimus, Scutellaria palustris* (ассоциация № 2), *Bidens cernua, Poa trivialis* (ассоциация № 3),*Cathabrosa auatica, Carex acuta, C. diandra, Cirsium setosum, Glyceria maxima, Impatiens noli-tangere, Juncus articulates, Rorippa palustris, Salix alba, Urtica dioica* (ассоциация № 9).

Таблица 5. Сводная таблица геоботанических описаний сообществ с доминированием *Typha* × *glauca* Godron и *T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev.

Ассоциации	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**
Число описаний	9	7	4	4	10
Площадь описания, $м^2$	4-10	4	4	4	4
ОПП (%)	77,8	85,7	75	75	85
Глубина (м)	3-80	0-45	0-15	0-10	0-20
Прозрачность воды, см	3-30	0-45	0-15	0-10	0-20
Скорость течения, м/с	0-0,1	0	0	0	0
Тип грунта	ил.	ил., п., сп.	тл.	ил., п.	ил., сг., сп., п.
Число видов	4-9	3-7	3-5	4-6	2-6
Среднее число видов	5,4	5,1	4	5	3,9
Typha × *glauca*	**V^{2-3}**	**V^{1-3}**	·	·	·
Typha angustifolia	**V^{+-2}**	**III^{+-2}**	II	·	·
Lemna minor	**V^{+-2}**	·	II	·	I
Spirodela polyrhiza	**V^{1-3}**	·	II	·	I
Alisma plantago-aquatica	·	**V^{1-3}**	**V^{1-2}**	·	III
Typha × *smirnovii*	·	·	**V^{2-3}**	**V^{2-3}**	**V^{2-4}**
Typha latifolia	III	II	·	·	**V^{+-2}**
Lemna turionifera	I	·	·	·	·
Vallisneria spiralis	I	·	·	·	·
Eleocharis palustris	·	II	II	·	III
Carex riparia	II	·	·	·	·
Phragmites australis	II	II	·	·	·
Chamomilla suaveolens	·	III	·	·	·
Cirsium vulgare	·	II	·	·	·

Bolboschoenus maritimus	·	II	·	·	·
Bidens tripartita	·	II	·	II	·
Sagittaria sagittifolia	·	I	·	III	·
Butomus umbellatus	·	·	·	III	·
Tussilago farfara	·	·	·	III	I
Urtica dioica	·	·	·	III	·
Epilobium hirsutum	·	·	II	·	II
Chamaenerion angustifolium	II	·	·	·	·
Convolvulus arvensis	II	·	·	·	·
Epilobium palustre	·	·	III	·	I
Equisetum fluviatile	·	·	·	II	I

Ассоциации: 1 – Lemno-Typhetum glaucae, 2 – Alismo plantago-aquaticae-Typhetum glaucae, 3 – Alismo plantago-aquaticae-Typhetum smirnovii, 4 – Typhetum smirnovii, 5 – Typhetum latifoliae-smirnovii.

Вид присутствует лишь в одном описании: *Persicaria amphibia, Butomus umbellatus* (ассоциация 1), *Carex nigra, Scirpus lacustris* (ассоциация 2), *Polygonum aviculare, Persicaria hydropiper, Artemisia vulgaris, Trifolium pratense, Taraxacum officinale, Bromopsis inermis* (ассоциация 4), *Carex acuta* (ассоциации 3, 5).

Капитонова Ольга Анатольевна
кандидат биологических наук, доцент
426034, Россия, Ижевск, ул. Университетская, 1,
Удмуртский государственный университет, кафедра общей экологии

Kapitonova Olga Anatoljevna
candidate of biological sciences, associate professor
426034, Russia, Izhevsk, Universitetskaya st., 1,
Udmurt State University, department of the general ecology
e-mail: kapoa@uni.udm.ru

Платунова Гузель Рашидовна
кандидат биологических наук,
426034, Россия, Ижевск, ул. Университетская, 1,
Удмуртский государственный университет, кафедра общей экологии

Platunova Gusel Rashidovna
candidate of biological sciences,
426034, Russia, Izhevsk, Universitetskaya st., 1,
Udmurt State University, department of the general ecology
e-mail: dyukina05@uni.udm.ru

Капитонов Владимир Иванович
доцент
426034, Россия, Ижевск, ул. Университетская, 1,
Удмуртский государственный университет, кафедра экологии животных

Kapitonov Vladimir Ivanovich
associate professor
426034, Russia, Izhevsk, Universitetskaya st., 1,
Udmurt State University, department of the animal ecology
e-mail: kvi@uni.udm.ru

Научное издание

Ольга Анатольевна Капитонова
Гузель Рашидовна Платунова
Владимир Иванович Капитонов

РОГОЗЫ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Монография

Компьютерный набор и верстка О.А. Капитоновой

Авторская редакция

Подписано в печать 27.03.12
Печать офсетная. Формат 60×84 1/16.
Уч. изд. л. 11,01. Усл. печ. л. 10,81.
Тираж 500. Заказ № .

Издательство «Удмуртский университет»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 4
Тел./факс: +7 (3412) 500-295, e-mail: editorial@udsu.ru